Ок1025 1/45

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

11

НОЯБРЬ



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1978

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL B

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerba
D. V. Lebedev, H. G. Levin (Secretary), *S.*
Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabo*
I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczav
M. S. Yakovlev (Associate Editor), *B*

01025 Ботанический журнал. 1978, N11, т. 63.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Те
Корректоры *Н. П. К*

Сдано в набор 4.08.78. Подписано к печати 19.10.78. М-20603. Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9¹/₂ + 4 вкл. (¹/₂ печ. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.14. Тираж 2693. Тип. зак. 643.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

01025

УДК 577.95 : 632.937.2

М. Г. Агаев

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РЕАГИРОВАНИЕ ОДНОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ НА ПОПУЛЯЦИОННУЮ ПЛОТНОСТЬ

M. G. AGAEV. ONTOGENETIC RESPONSE OF ONE-YEAR PLANTS TO POPULATIONAL DENSITY

Рассматривается малоразработанный вопрос об онтогенетическом реагировании однолетников на повышение популяционной плотности. Освещены новые данные, полученные автором в модельных опытах с популяциями различных видов однолетних растений. При этом особое внимание уделено прямым доказательствам их неэквивалентности по реагированию на изменения популяционной плотности. Обосновывается эволюционное толкование популяционно-онтогенетической двойственности однолетних растений.

Среди теоретических достижений популяционной фитоэкологии одно из первых мест несомненно занимает обобщение В. Н. Сукачева (1941), ныне известное под названием «правило Сукачева» (Завадский, 1968), согласно которому на загущение насаждений, повышающее напряженность внутривидовой конкуренции, однолетние растения реагируют ускорением, а многолетние растения, наоборот, — замедлением темпов генеративного развития.[1]

Особый интерес представляет то, что Сукачев впервые применительно к растительным объектам обосновал необходимость создания эволюционного подхода к изучению явлений внутривидовой конкуренции. Так, Сукачев (1941, с. 753) считал, что «различное поведение в борьбе за существование одно- и многолетних растений надо рассматривать как адаптивное свойство, исторически выработанное путем естественного отбора. У однолетних растений при грозящем им снижении жизнедеятельности или даже гибели полезна способность ускорять свое развитие для обеспечения себя потомством, многолетним же растениям было более целесообразно выработать способность к задержке своего развития, чтобы перенести неблагоприятные условия в малоразвитом состоянии».

Как ни парадоксально, бесспорным фактом является то, что до сих пор правило Сукачева далеко не всеми ботаниками взято «на вооружение». Пожалуй, иначе трудно объяснить наличие и в новейших работах выводов, которые не согласуются с правилом Сукачева. К примеру, нередко считают (Купцов, 1971; Мошков, 1973, и др.), что при густом стоянии у растений вообще замедляются темпы развития (как зацветания, так и плодоношения). Разумеется, это мнение нельзя признать правомерным, поскольку оно не учитывает популяционно-онтогенетической двойственности растительных видов, отраженной в правиле

[1] Правило Сукачева несомненно имеет и общебиологическое значение, поскольку оно констатирует возможность адаптивного реагирования организмов на популяционную плотность. Но, несмотря на это, правило Сукачева не освещается в работах, посвященных общим вопросам теории популяций (см., например, Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

1 © Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1978 г.

БИБЛИОТЕКА

Сукачева. Еще более странно то, что при рассмотрении факторов, влияющих на ход процессов индивидуального развития растений, роль популяционной плотности обычно совсем не принимается во внимание (Сабинин, 1963; Синнот, 1963; Чайлахян, 1964; Леопольд, 1968).

Вместе с тем очевидна необходимость дальнейшего изучения закономерностей реагирования различных форм растений на популяционную плотность, т. е. детальной разработки правила Сукачева. Это связано с тем, что, во-первых, особенности реагирования на загущение пока изучены на примере популяций очень небольшого числа видов; во-вторых, А. Н. Папонов (1962) в ходе своих многолетних исследований пришел почти к полному отрицанию правила Сукачева (по отношению к однолетникам), в результате чего вокруг концепции Сукачева сложились серьезные противоречия (Агаев, 1972а, б, 1974а), для преодоления которых требуются новые исследования.

В работе 1941 г. Сукачев справедливо отмечал, что в отдельных случаях различий между одно- и многолетними растениями по типу реагирования на возрастание плотности стояния «может и не оказаться». Однако в более поздних работах Сукачева, как и в работах многих других авторов, вовсе не упоминается об относительном характере связи эффекта загущения (ускоряющего или замедляющего темпы развития) с определенным типом жизненного цикла. Иначе говоря, в них конкретный тип зависимости развития особей от плотности населения без достаточных оснований рассматривается в качестве универсальной черты, присущей абсолютно всем однолетним или многолетним растениям. Это показывает, что сформулированный в 1941 г. Сукачевым эволюционный аспект проблемы внутривидовой конкуренции в мире растений нуждается не только в дальнейшем обосновании, но и в широкой разработке.

Итак, в настоящее время в качестве одной из первоочередных задач популяционной фитоэкологии стоит выявление неэквивалентности видов как среди однолетних, так и многолетних растений по реагированию на изменение плотности населения и соответственно напряженности конкурентных отношений.

В наших предыдущих работах (Агаев, 1972а, б, 1974а) на основании обобщения литературных материалов и итогов собственных многолетних исследований было показано, что вопреки широко распространенному мнению среди типично однолетних растений существуют две группы видов, особи которых противоположным образом реагируют на загущение. На повышение популяционной плотности представители первой группы видов (*Arabidopsis thaliana*, *Avena sativa*, *Brassica oleifera*, *Camelina sativa*, *Hordeum sativum*, *Lepidium sativum*, *Linum usitatissimum*, *Poa annua*, *Spinacia oleracea*, *Triticum aestivum* и др.) реагируют ускорением темпов развития, в то время как растения второй группы видов (*Borago officinalis*, *Glycine max*, *Helianthus cultus*, *Phaseolus vulgaris*, *Tagetes erecta*, *Zea mays* и др.), наоборот, реагируют замедлением темпов развития. Другими словами, первые по темпам развития обладают положительным, а вторые — отрицательным эффектом загущения.[2]

Одно из любопытных обстоятельств заключается в том, что среди однолетних растений с положительным эффектом загущения явно преобладают длиннодневные формы (Агаев, 1974а) с низкой потребностью в азоте, хотя в этой группе известны и нитрофильные короткодневные виды (например, *Cannabis sativa* и *Chenopodium album*). Однолетние растения с отрицательным эффектом загущения чаще всего являются короткодневными (Агаев, 1974а) и характеризуются высокой потребностью в азоте.[3]

---

[2] Термину «эффект загущения» (Агаев, 1974а) в зоологии соответствуют такие термины, как «эффект скученности», «эффект плотности», «эффект густоты» и «эффект массы» (Park, 1937; Парк, 1939; Наумов, 1955; Macfadyen, 1963; Яхонтов, 1969; Шовен, 1972).

[3] Есть некоторые основания считать, что многолетники подобно нитрофильным однолетникам на улучшение условий минерального питания реагируют ускорением генеративного развития (Работнов, 1965, 1973, 1974).

Первая группа однолетников установлена давно и хорошо известна. Уже Вольни (Wollny, 1885) вполне отчетливо показал, что загущение способствует ускоренному прохождению фенофаз и более раннему созреванию растений хлебных злаков и целого ряда других однолетних сельскохозяйственных культур,[4] поэтому здесь нас будет интересовать только вторая группа однолетников, реальность которой еще нуждается в доказательствах. Данные, свидетельствующие о том, что растения некоторых видов однолетников на увеличение плотности насаждения реагируют не ускорением, а замедлением темпов генеративного развития, имеются в сравнительно немногих работах (Probst, 1945; Kohnke, Miles, 1951; Putt, Fehr, 1951; Painter, Leamer, 1953; Полищенко, 1954; Айходжаев, 1956, 1958; Мерло, 1956; Капралов, 1957; Buntig, Willey, 1959; Папонов, 1962; Добрецова, 1967; Агаев, 1972а, б, 1974а, и др.).

Разумеется, для вполне убедительного подтверждения принципа популяционно-онтогенетической двойственности однолетников необходимы данные, полученные в опытах с истинно однолетними растениями второй группы видов. Кроме того, особого внимания заслуживают поиски новых представителей однолетников, характеризующихся отрицательным эффектом загущения. В табл. 1—6 приведены некоторые данные, позволяющие одновременно решить обе эти задачи.

ТАБЛИЦА 1

Влияние густоты посева на развитие подсолнечника культурного (сорт Фуксинка 3; по Папонову, 1962)

Густота посева, см	Число дней от всходов до цветения	Зацветшие растения, %	Растения к концу опыта, %				
			созревшие	в фазе восковой спелости	в фазе молочной спелости	цветущие	не достигшие фазы цветения
40×40	57	100	100	—	—	—	—
20×20	57	100	45	50	—	5	—
10×10	60	96	8	56	16	16	4
6×6	65	88	24	20	12	32	12
3×3	65	40	—	15	10	15	60

Результаты опыта с культурным подсолнечником *Helianthus cultus* (табл. 1), проведенного Папоновым в районе Москвы, убедительно говорят о том, что особи этой типично однолетней культуры, чей дикорастущий предок (*H. ruderalis*) является также однолетником (Керефов, 1975), на загущение реагируют резким замедлением темпов развития; причем торможение процессов развития у данного объекта обнаруживается по многим параметрам (скорость наступления фазы цветения, продолжительность периода перехода популяции в фазу цветения и скорость созревания). Интересны данные о скорости перехода популяции в фазу цветения в зависимости от ее плотности. В рассматриваемом опыте наблюдения за переходом компонентов популяции в фазу цветения проводились до прекращения цветения подсолнечника в начале октября. Они выявили большие фенологические различия между растениями разных вариантов густоты стояния. Так, в первом варианте (40×40 см) переход популяции в фазу репродукции продолжался 14 дней, и за это время зацвели все растения; во втором варианте (20×20 см) также зацвели все растения, но за 22 дня; в третьем варианте (10×10 см) за 41 день цветение наступило у 96% растений; в четвертом варианте (6×6 см) зацвело 88% растений за 36 дней, а в пятом (3×3 см) за 36 дней зацвело только 40% растений.

---

[4] В современных работах, посвященных проблеме площадей питания растений, влияние плотности насаждения на онтогенез особей, к сожалению, почти не рассматривается (см., например, Синягин, 1975).

Следовательно, данные табл. 1, по-видимому, не оставляют каких-либо сомнений относительно того, что культурный подсолнечник принадлежит к группе однолетников с отрицательным эффектом загущения.

В табл. 2—6 представлены данные по некоторым результатам опытов, проведенных автором за последние годы в районе Ленинграда.

ТАБЛИЦА 2

Влияние густоты посева на развитие сои культурной (сорт Харьковская 149, данные 1969 г.)

Густота посева, см	Число растений в опыте	Число дней от всходов до цветения			Продолжительность перехода популяции (от первой до последней особи) в фазу цветения, дни	Растения в популяции к концу опыта (1 X 1969), %				
		первого растения	50% растении	последнего растения		с крупными зелеными плодами	с недоразвитыми плодами	в фазе цветения	в фазе бутонизации	не достигшие фазы бутонизации
50×50	70	55	69	86	33	83.3	16.7	—	—	—
10×10	120	57	75	—	∞ *	50.0	39.2	8.3	2.5	—
6×6	165	60	86	—	∞	15.2	54.6	17.5	7.9	4.8
4×4	300	64	100	—	∞	—	51.7	26.7	14.9	6.7
2×2	576	69	—	—	∞	—	17.4	20.8	26.1	35.7

* Здесь и в табл. 5 знак «∞» означает, что переход особей в фазу цветения продолжался долго и не закончился к моменту наступления заморозков.

ТАБЛИЦА 3

Влияние густоты посева на развитие сои культурной (сорт Ленинградская, данные 1971 г.)

Густота посева, см	Число растений в опыте	Дата начала цветения	Растения в популяции к концу опыта (10 X 1971), %			
			с крупными плодами	с плодами средней величины	с мелкими плодами	без плодов
50×20	80	10 VIII	62.5	25.0	12.5	—
16×8	160	12 VIII	43.2	18.7	24.4	13.7
8×4	220	15 VIII	—	7.3	29.1	63.6
4×2	300	20 VIII	—	—	19.3	80.7

Как следует из табл. 2 и 3, в загущенных посевах развитие сои сильно тормозилось, причем это проявилось в понижении скорости наступления как фазы цветения, так и плодоношения. Загущение влияло также на продолжительность цветения растений: по мере загущения процесс перехода растений из вегетативного в генеративное состояние растягивался. Необходимо заметить, что в опыте 1969 г. с южным среднеспелым сортом Харьковская 149 во всех загущенных вариантах развитие задерживалось в такой степени, что часть особей до конца опыта оставалась в вегетативном состоянии, хотя опыт закладывался достаточно рано (во второй декаде мая) и растения дважды были слабо подкормлены NPK.

Объектом исследования в 1971 г. (табл. 3) служила ультраскороспелая форма сои культурной, полученная в наших интродукционно-микроэволюционных экспериментах (Агаев, 1974б). Несмотря на очень поздний срок посева (2 VII), все растения в разреженном варианте опыта успели перейти в фазу плодоношения. В загущенных вариантах развитие шло более медленными темпами и потому у части особей плоды не успели завязаться.

Результаты опытов с соей показывают, что высокая плотность в растущем массиве этого однолетника оказывает сильное тормозящее влияние

на генеративное развитие. Особо следует отметить, что в условиях значительного загущения посевов замедляются темпы развития у всех подопытных особей, но в разной степени. В итоге в загущенных посевах сои наблюдается резкое усиление размаха фенологических различий среди одновозрастных растений.

Степень задержки развития растений в плотных насаждениях в некотором смысле может служить мерой интенсивности конкуренции (Харпер, 1964). В этой связи замедление темпов развития сои по мере загущения ее посевов можно рассматривать как следствие обострения конкуренции между сообитающими растениями за жизненные ресурсы. В наших модельных опытах растения сои напряженно конкурировали при загущении, видимо, в основном из-за света и азота. В пользу этого заключения можно привести ряд аргументов. Соя — растение исключительно светочувствительное (Gaertner, Braunroth, 1935; Borthwick, Parker, 1939; Hamner, 1940). В условиях загущения у растений сои резко повышается эффект перехвата света листьями верхнего яруса травостоя, а освещенность листьев нижнего и среднего ярусов в результате затенения верхними листьями падает до 2—3% от общей интенсивности света (Хауэлл, 1970).[5] Подтверждением этому может служить и преждевременное массовое отмирание листьев нижнего яруса, наблюдавшееся в густых посевах сои. Вывод об обострении конкуренции за азот сделан на основании того, что, во-первых, соя как короткодневное растение нуждается в повышенных дозах азота, во-вторых, опытные посевы производились на суглинистой почве с невысоким уровнем плодородия и, в-третьих, подопытные растения из-за слабой приспособленности к экологическим условиям района Ленинграда были лишены возможности получать азот за счет его симбиотической фиксации. Влагой растения были обеспечены достаточно хорошо.

Нам кажется, что изложенные материалы и соображения по итогам опытов с соей представляют принципиальный интерес, так как и культурная соя *Glycine max*, и ее предполагаемый предок, т. е. дикорастущая уссурийская соя *G. ussuriensis*, являются настоящими однолетниками (Morse, 1950; Енкен, 1959; Корсаков, 1973, и др.).

В одной из наших работ (Агаев, 1972а) были представлены результаты аналогичного опыта, проведенного в 1970 г. со скороспелым сортом Белорусская 288 кустовой формы обыкновенной фасоли *Phaseolus vulgaris*, свидетельствующие о принадлежности данной однолетней преимущественно короткодневной культуры (Эдельштейн, 1953; Иванов, 1961, и др.) к группе видов с отрицательным эффектом загущения.

ТАБЛИЦА 4

Влияние густоты посева на развитие фасоли обыкновенной (сорт Белорусская 288, данные 1973 г.)

Густота посева, см	Число растений в опыте	Растения в популяции к концу опыта (25 IX 1973), %		
		зацветшие	в фазе бутонизации	не достигшие фазы бутонизации
30×30	60	73.3	26.7	—
15×15	120	75.0	25.0	—
6×6	140	21.4	64.3	14.3
3×3	330	—	45.4	54.6

В табл. 4 представлены данные повторного опыта с фасолью, заложенного 25 VII 1973. И здесь подопытные растения в условиях сильного

[5] В данном случае хорошо подтверждается справедливость мнения Дональда (Donald, 1958, 1961, 1963), согласно которому в гуще посевов света может быть так же мало, как в глубине лесных сообществ.

загущения (3×3) развивались значительно более медленными темпами, чем в условиях разреженного стояния (30×30 и 15×15 см). Если в первом случае до конца опыта растения вообще не зацвели, то во втором случае — при разреженности модельной популяции — зацвело около $^3/_4$ из числа ее компонентов. Думается, итоги наших опытов с обыкновенной культурной фасолью также заслуживают внимания, ибо, во-первых, растения этого вида являются настоящими однолетниками (Эдельштейн, 1953) и, во-вторых, относительно недавно обнаруженный дикорастущий прародитель обыкновенной фасоли, а именно *Ph. aborigineus*, тоже характеризуется однолетним циклом развития (Burkart, 1952; Burkart, Brücher, 1953; Gentry, 1969; Жуковский, 1970, 1971).[6]

В работе Сукачева 1941 г. имеются сведения, позволяющие высказать предположение, что однолетние растения обыкновенного дурмана *Datura stramonium* на загущение реагируют не ускорением, а, наоборот, замедлением темпов наступления фазы цветения, ибо они, по мнению автора, не обладают приспособленностью к напряженной внутривидовой конкуренции. В опыте Сукачева с этим объектом при густоте 818 особей на 1 м² высота растений колебалась от 4 до 105 см; при этом завязались плоды только у 96 (18%) особей, высота которых варьировала от 17 до 105 см. Более того, из числа заплодоносивших 96 растений плоды нормально развились и созрели лишь у 19 (3.6%), причем все эти растения были не ниже 40 см. Исходя из этих данных автор заключает, что растения обыкновенного дурмана при более или менее значительном ослаблении роста и ограничении размеров не способны плодоносить. Однако в работе Сукачева нет сведений о реакции цветения дурмана на изменения популяционной плотности.

Вместе с тем известно, что эти растения в природной обстановке встречаются одиночно или очень разреженными скоплениями (Сукачев, 1941). Эту особенность дурмана, по-видимому, можно объяснить мощностью его аллелопатической системы и резко отрицательной реакцией на аутоаллелопатические воздействия, ибо установлено, что аллелопатически высокоактивные растения с низкой устойчивостью к своим выделениям обычно не образуют густых зарослей и нередко встречаются лишь единичными экземплярами (Odum, 1963; Гродзинский, 1965, 1971, 1973). Это характерно и для многих древесных форм, например для видов клена (Пояркова, 1933). Основная причина уединенного существования таких растений, по-видимому, заключается в аутоинтоксикации — самоотравлении токсичными выделениями при повышении близости одновидовых особей (Becquerel, Rousseau, 1941; Bonner, 1946, 1950; Curtis, Cottham, 1950; Knapp, 1954; Grümmer, 1955; Martin, 1956, 1957; Börner, 1958, 1960, 1968, и др.).

С учетом всего сказанного нами в необычайно засушливом вегетационном сезоне 1972 г. был проведен опыт по выращиванию обыкновенного дурмана в условиях различной степени загущения на среднем агрофоне при минимальном поливе (табл. 5).

Из табл. 5 следует, что типично однолетние растения обыкновенного дурмана (Пояркова, 1955; Йорданов и др., 1972) на значительное загущение реагируют резким замедлением темпов и зацветания, и плодообразования, т. е. наш опыт полностью подтвердил предположение относительно принадлежности обыкновенного дурмана к группе однолетников с отрицательным эффектом загущения. Данные свидетельствуют о том, что на увеличение популяционной плотности все особи этого объекта реагируют однотипно, а именно торможением процессов развития, но по степени торможения они очень сильно отличаются друг от друга. Так, в двух наиболее загущенных вариантах опыта среди одновозрастных особей одни полностью завершили жизненный цикл с оставлением нормального

[6] П. М. Жуковский (1971, с. 304) сообщает о том, что *Ph. aborigineus* «легко скрещивается с *Ph. vulgaris*, давая фертильное потомство». По его мнению, *Ph. aborigineus* — «настоящий дикий родоначальник культурного *Ph. vulgaris*».

ТАБЛИЦА 5

Влияние густоты посева на развитие дурмана обыкновенного (образец К-71-207, опыт заложен 8 V 1972)

Густота посева, см	Число растений в опыте	Зацветшие растения, %	Дата: зацветания первого растения	Дата: зацветания последнего растения	Дата: полного созревания первого плода	Продолжительность перехода популяции (от первой особи до последней) в фазу цветения, дни	Растения в популяции к концу опыта (15 X 1972), %: плодоносившие	в фазе цветения	в фазе бутонизации	не достигшие фазы бутонизации	Средняя высота растении на 15 X 1972, см
50×50	90	100	6 VII	18 VIII	10 VIII	13	100	—	—	—	68
10×10	96	100	9 VII	29 VIII	18 VIII	52	96.9	3.1	—	—	45
6×6	111	96.4	10 VII	—	20 VIII	∞	87.4	9.0	3.6	—	34
4×4	361	78.7	12 VII	—	25 VIII	∞	56.5	22.2	12.2	9.1	16
2×2	474	53.2	16 VII	—	3 IX	∞	40.5	12.7	15.2	31.6	7

потомства, в то время как другие в момент наступления осенних заморозков все еще находились в вегетативном состоянии.

Столь сильное торможение процессов развития особей в густых посевах дурмана бесспорно является следствием не только возможной аутоинтоксикации растений колинами, но и напряженной конкуренции, ибо, как уже было сказано, опыт с дурманом проводился в 1972 г., вегетационный сезон которого в районе экспериментирования характеризовался очень жаркой и чрезвычайно сухой погодой. Загущенные растения несомненно интенсивно конкурировали за влагу и компоненты минерального питания. Вместе с тем в густых посевах растения дурмана были низкорослы и мелколистны и поэтому почти не затеняли друг друга. Отсюда можно заключить, что в рассматриваемом опыте сколько-нибудь острая конкуренция из-за света не имела места.

Возможно, представляет интерес еще несколько любопытных деталей «поведения» дурмана в необычно густых насаждениях. В частности, оказалось, что растения обыкновенного дурмана обладают довольно развитой способностью к аккомодации роста. Например, некоторые «карликовые» особи с высотой стебля 1—2 см нормально бутонизировали, а отдельные — даже зацвели. Среди плодоносивших особей были «карлики» высотой не более 3—4 см. Эти явно угнетенные особи почти не росли, но тем не менее сохраняли жизнеспособность в течение всего лета. Они, как правило, не оставляя потомства, погибали от заморозков только глубокой осенью. Следовательно, широко распространенное и по сути дела общепринятое мнение о том, что «перенаселенность всегда сопровождается повышенной гибелью растений» (Быков, 1967, с. 104), отражает не абсолютную, а относительную закономерность популяционной жизни.

В плане подтверждения изложенной выше интерпретации торможения процессов онтогенеза у дурмана внимания заслуживает и то, что в периоды резкого усиления дефицита почвенной влаги бутонизировавшие растения загущенных посевов почти не переходили в фазу цветения и не завязывали плоды, в то время как после кратковременного выпадения осадков небольшие фракции наиболее конкурентоспособных особей зацветали и приступали к плодоношению. Каждая такая «вспышка» генеративной фазы, по-видимому, являлась следствием некоторого снижения напряженности конкурентной борьбы среди сильно загущенных растений в связи с временным увеличением запасов доступной влаги.

Таким образом, обыкновенный дурман, который относится к группе типичных нитрофильных однолетников (Мальцев, 1962), обладает ярко выраженным отрицательным эффектом загущения. Потому и этот ботанический объект, наиболее близкий сородич которого (*D. tatula*) также является терофитом (Пояркова, 1955), не оставляет сомнений насчет

популяционно-онтогенетической двойственности видов однолетних растений.

Руководствуясь наличием функциональной связи отрицательного эффекта загущения однолетников с короткодневной фотопериодической реакцией, мы решили поставить опыт и с короткодневным культурным арахисом *Arachis hypogaea*, который характеризуется типично однолетним циклом развития (Майсурян, 1960; Умен, Вехов, 1970, и др.). При выборе именно этого вида в качестве объекта исследования нами учитывалось и то, что его родоначальник *A. monticola*, обитающий в горах северо-западной части Аргентины, также является терофитом (Krapovickas, Rigoni, 1957; Синская, 1969; Жуковский, 1971).

Этот опыт проводился в комнатной обстановке в цветочных вазонах литровой емкости. Вазоны с растениями стояли на подоконнике, обращенном на восток. Опыт продолжался с июля 1973 по апрель 1974 г. (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Влияние густоты посева на развитие арахиса культурного (сорт Адыг, данные 1973—1974 гг.)

Число семян, высеянных в вазон емкостью 1 л	Объем почвы, приходящийся на долю одной особи, см³	Число растений в опыте	Зацветшие растения, %	Дата цветения		Число дней от всходов до цветения		Продолжительность перехода популяции (от первой особи до последней) в фазу цветения, дни	Элиминировавшие растения, %
				первого растения	последнего растения	первого растения	последнего растения		
1	1000	5	100	19 IX	25 IX	61	66	7	—
10	100	10	100	23 IX	22 X	64	94	30	—
100	10	100	0	—	—	—	—	—	100

Как следует из данных табл. 6, во втором варианте рассматриваемого опыта, где в распоряжении растений был явно ограниченный объем почвенного субстрата, цветение наступало и проходило более медленными темпами по сравнению с первым (контрольным) вариантом. Что же касается третьего, очень загущенного варианта, то здесь развитие растений задержалось настолько, что они вовсе не достигли репродуктивной фазы и постепенно все погибли. Элиминация началась с поздней осени 1973 г., а закончилась в апреле 1974 г.

Таким образом, наш опыт с культурным арахисом показал, что данный однолетник обладает отрицательным эффектом загущения, т. е. в условиях интенсивной конкуренции у него наблюдается не ускорение, а, напротив, замедление темпов развития.

Мы надеемся, что результаты наших новых опытов достаточно убедительно демонстрируют наличие среди однолетников двух групп видов с альтернативными путями онтогенетического реагирования на возрастание популяционной плотности. Следовательно, постулируемое правилом Сукачева принципиальное различие между однолетниками и многолетниками по типу их реагирования (посредством изменения темпов генеративного развития) на обострение внутривидовой конкурентной борьбы носит не абсолютный, а относительный характер. Иначе говоря, правилом Сукачева невозможно руководствоваться в качестве всеобщего принципа популяционной экологии высших растений. По этой причине для характеристики специфики популяционной жизни определенных групп растительных видов необходимо формулировать еще много других дополнительных правил.

Попытки обоснования новых фитопопуляционистских правил действительно имеют место. Так, Харпер (1964, с. 44, 50) сделал обобщение, согласно которому растения на повышение популяционной плотности

реагируют двумя способами: «снижением вероятности выживания» и «пластическим изменением развития». Соответственно он различает среди растений два типа видов, в большинстве случаев проявляющих «противоположные реакции организмов на изменение плотности». Харпер считает, что «пластическую реакцию на загущение можно рассматривать как один из механизмов сохранения генотипов в популяции, тогда как гибель в результате загущения служит механизмом, обеспечивающим довольно быструю элиминацию определенных генотипов из популяции». И это обобщение, которое следовало бы называть «правилом Харпера», вопреки мнению автора, носит относительный характер (Агаев, 1972а).

Что касается нашего фитоэколого-популяционистского обобщения, основанного на синтезе как литературных, так и собственных данных, то оно имеет отношение только к однолетникам, на долю которых в биологическом спектре растительности земного шара приходится в среднем 13% видов (Raunkiaer, 1937), и потому является частным. Определенно имеет смысл именовать его правилом популяционно-онтогенетической двойственности однолетников, поскольку оно отражает фактическую двойственность видов однолетних растений по характеру их онтогенетического реагирования на загущение.

Следует отметить, что между растениями двух популяционно-онтогенетических групп однолетников (рассматриваемых с точки зрения нашего правила) нет абсолютных границ. Так, у особей многих однолетников первой группы видов возможны случаи, когда в составе высокоплотных насаждений тип зависимости их темпов развития от популяционной плотности как бы инверсируется и в итоге вместо характерного для них положительного эффекта будет проявляться отрицательный эффект загущения. Такого рода инверсии чаще всего наблюдаются у наиболее угнетенных фракций особей модельных популяций, но только при условии, если они не подвергаются преждевременной и слишком быстрой гибели под влиянием интенсивной конкуренции.

Приведем несколько примеров возможности обращения эффекта загущения.

Так, под Ленинградом в условиях очень дождливого и прохладного сезона 1962 г. в густых посевах яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum*, ярового рапса *Brassica oleifera* и льна-долгунца *Linum usitatissimum* господствующие особи развивались быстрее, а угнетенные, наоборот, медленнее, чем растения разреженного посева. Такое же явление в Полярно-альпийском ботаническом саду (г. Кировск Мурманской обл.) Г. Н. Андреев (устное сообщение) обнаружил у костра кровельного *Bromus tectorum* при очень загущенном выращивании. Однако все эти растительные объекты в условиях водного дефицита обычно четко проявляют только положительный эффект загущения.

Угнетенные особи густых посевов у эксерофитов могут затормаживать свое развитие и в обстановке явной конкуренции за влагу. Например, в весьма засушливом и жарком вегетационном сезоне 1972 г. нами проведен опыт с модельной популяцией африканского эксерофитного вида *Bulbine annua*. В результате установлено, что господствующие в густом посеве особи этого однолетника даже на сильное обострение конкуренции реагируют ускорением генеративного развития, в то время как угнетенная часть особей того же насаждения развивается очень медленно и даже к моменту наступления осенних заморозков продолжает оставаться в вегетативном состоянии.

При определенных условиях у недостаточно высокоприспособленных к интенсивной внутривидовой конкуренции форм растений первой группы однолетников может иметь место тотальное запаздывание в развитии особей сверхплотных популяций.

Приведем несколько примеров. В опытах Папонова (1962) с льномдолгунцом замедление темпов развития всех особей было обнаружено в одном перезагущенном варианте, в котором на площади 1 м² имелось 14—15 тыс. растений. Этим же автором показано, что такие однолетники,

как синий василек *Centaurea cyanus* и снотворный мак *Papaver somniferum*, на умеренное уменьшение площади питания (до 6×6 см) реагируют ускорением темпов развития. Однако при дальнейшем загущении (3×3 см) они замедляют темпы развития. Следовательно, эти растения первой группы однолетников слабо приспособлены к значительному повышению плотности населения. По этой причине в условиях перенаселенности у данных растений темпы развития не только не ускоряются, но даже замедляются. В отличие от них у ибериса однолетнего *Iberis amara* по мере загущения имело место все более усиливающееся ускорение развития.

В естественной обстановке также иногда наблюдаются ситуации, когда некоторые однолетние растения первой группы реагируют на чрезмерное загущение травостоя тотальным торможением развития. Такого рода явление обнаружено, например, в северо-западных районах США, где на участках с чрезмерным выпасом костер кровельный *Bromus tectorum* образует чистые травостои. По свидетельству Вальтера (Walter, 1964), если особи этого однолетника не испытывают сильной конкуренции, то они развиваются и размножаются быстро. Но когда на ограниченной площади произрастания в густой заросли чрезвычайно сильно сказывается влияние внутривидовой конкуренции, тогда у всех особей наблюдается торможение развития; в результате этого растения не цветут и не плодоносят; в конце концов вся заросль отмирает.

Таким образом, многие виды однолетников, реагирующие ускорением развития на загущение, недостаточно высоко приспособлены к воздействиям условий чрезмерного загущения (сверхперенаселения). Поэтому растения одного и того же вида могут по-разному реагировать на загущение и перезагущение. Отсюда следует, что при опытном определении принадлежности конкретного вида к той или иной популяционно-онтогенетической группе однолетников необходимо учесть возможность несовпадения типа реагирования особей на загущение и перезагущение.

Обе категории рассмотренных фактов инверсии типа онтогенетического реагирования на популяционную плотность, как нам думается, представляют принципиальный интерес, ибо и они доказывают относительность отличий от многолетников даже тех однолетников, которые обладают способностью реагировать на загущение адаптивным изменением (повышением) скорости развития.

Итак, мы на основе нового экспериментального материала показали, что однолетние растения на увеличение популяционной плотности реагируют не только ускорением (как это принято считать), но и замедлением, а нередко даже торможением процессов развития. Поскольку практически отрицается возможность запаздывания в развитии компонентов густых насаждений терофитов, при освещении новых данных внимание было акцентировано на видах тех типичных однолетников, особи которых по онтогенетическому реагированию на загущение ведут себя точно так же, как многолетники. Поведение такого рода форм однолетних растений в густых насаждениях не подчиняется правилу Сукачева, что и позволяет говорить о наличии в мире однолетних растений двух особых популяционно-онтогенетических групп видов с противоположными эффектами загущения.

В заключение остается еще попытаться функционально объяснить двойственность видов однолетников в отношении характера их реагирования на изменения популяционной плотности.

Если к истолкованию как ускорения, так и замедления процессов развития особей упомянутых групп видов однолетников подходить с эволюционной точки зрения, то, вероятно, можно считать, что в основе этих межвидовых различий лежит наличие или отсутствие у них достаточно развитой приспособленности к значительному загущению, которое ведет к обострению конкурентной борьбы. В частности, однолетники первой группы видов — это растения, хорошо приспособленные к напряженной внутривидовой конкуренции и потому реагирующие на нее

адаптивно (ускорением развития), в то время как однолетники второй группы видов не обладают полезной способностью ускорять свое развитие для успешного обеспечения себя потомством. И приспособленность, и неприспособленность к интенсивной конкуренции в свою очередь можно объяснить тем, что носители первого свойства образуют плотные заросли, а второго обитают одиночно. Отсюда следует, что в популяциях первой группы видов постоянно протекал и продолжает протекать интенсивный внутривидовой отбор на высокую автоконкурентоспособность, в популяциях же второй группы видов такой отбор, как общее правило, не имел и не имеет места. В свете сказанного возникает вопрос: почему одни виды однолетников образуют «зарослевые популяции», а другие — «диффузные популяции»? Предположительный ответ на этот вопрос по сути дела уже был дан выше. Он базируется на учете неэквивалентности видов по их аллелопатической активности.

Анализируемую популяционно-онтогенетическую двойственность однолетников (в отношении их онтогенетического реагирования на загущение) можно объяснить тем, что процессы эволюционного становления видов однолетников, по всей вероятности, осуществлялись на основе доминирования трансформирующей деятельности различных форм естественного отбора (Агаев, 1974а).

В целях дальнейшего более полного и углубленного познания законов жизни растительных популяций, в том числе закономерностей их реагирования на повышение плотности населения, а также правильной интерпретации роли внутривидовой конкуренции в динамике и эволюции популяционно-видовых систем следует разрабатывать сравнительно-эволюционные аспекты рассматриваемой проблемы. Для этого необходимы новые обширные модельные опыты на разнообразных объектах с различными вариантами по плотности выращивания, начатые ботаниками еще в первые десятилетия XX века (Морозов, 1913, 1928; Эйтинген, 1918; Brenchley, 1919; Шенников, 1921, 1939; Clements, Weaver, 1924; Любименко и др., 1925; Сукачев, 1925, 1927, 1928, 1935; Сочава, 1926; Успенская, 1926; Кушниренко, 1928; Смирнова, 1928; Clements и др., 1929; De Peralta, 1935; Снигирева, 1936; Varma, 1938, и др.). Но такие исследования, к сожалению, не получили до сего времени необходимого развития.

И, наконец, особо следует отметить то, что экспериментирование с растительными популяциями на делянках с целью анализа реакций особей на изменения плотности фитонаселения представляет огромный интерес для эволюционной теории, поскольку оно служит весьма эффективным способом познания закономерностей внутривидовой конкуренции, т. е. главного компонента борьбы за существование, являющейся движущей силой естественного отбора.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев М. Г. (1972а). Реагирование однолетних растений на повышение плотности популяции. Бот. ж., 57, 5. — Агаев М. Г. (1972б). Новые данные о влиянии плотности популяции на развитие однолетних растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 72, 3. — Агаев М. Г. (1974а). Популяционная плотность как регуляторный фактор развития растений. ДАН СССР, 217,3. — Агаев М. Г. (1974б). Экспериментальное исследование динамики микроэволюции (на модельных популяциях автогамных культурных растений). Докт. дис., ВИР, Л. — Айходжаев Т. Т. (1956). Установление оптимальной густоты стояния для семенных растений кенафа сорта 3876. Автореф. канд. дис., Ташкент. — Айходжаев Т. Т. (1958). Развитие кенафа в зависимости от способов сева и густоты стояния. Уч. зап. Ташкентск. пед. инст., 8, 1. — Быков Б. А. (1967). Геоботаническая терминология. — Гродзинский А. М. (1965). Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. — Гродзинский А. М. (1971). Аллелопатия и интродукция растений. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 81. — Гродзинский А. М. (1973). Вопросы аллелопатии при интродукции растений В кн.: Успехи интродукции растений. М. — Добрецова Т. Н. (1967). Влияние площади питания на структуру агрофитоценоза и некоторые особенности развития растений в посеве. Автореф. канд. дис. Казань. — Енкен В. Б. (1959). Соя. — Жуковский П. М. (1970). Мировой генофонд растений для селекции. — Жуковский П. М. (1971). Культурные растения и

их сородичи. — Завадский К. М. (1968). Вид и видообразование. — Иванов Н. Р. (1961). Фасоль. — Йорданов Д., П. Николов, Асп. Бойчинов. (1972). Фитотерапия. София. — Капралов Н. П. (1957). Некоторые вопросы агротехники семенных посевов джута. Тр. Всес. н.-и. инст. лубяных культур, 22. — Керефов К. Н. (1975). Биологические основы растениеводства. — Корсаков Н. И. (1973). Соя. Автореф. докт. дис., ВИР, Л. — Купцов А. И. (1971). Элементы общей селекции растений. — Кушниренко В. (1928). О влиянии густоты посева на развитие и изменчивость культурных и сорных видов. В кн.: Дневник Ленинградск. съезда ботаников. Л. — Леопольд А. (1968). Рост и развитие растений. — Любименко В. Н., О. А. Щеглова, З. П. Булгакова. (1925). Опыты над соревнованием за место у растений. Журн. Русск. бот. общ., 10, 3—4. — Майсурян Н. А. (1960). Растениеводство. — Мальцев А. И. (1962). Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. — Мерло А. С. (1956). О влиянии густоты стояния на декоративность летников, выращенных посевом в грунт. В кн.: Рефераты н.-и. работ Инст. биологии за 1955 г., Минск. — Морозов Г. Ф. (1913). Дарвинизм в лесоводстве. Лесной журн., 1—3. — Морозов Г. Ф. (1928). Учение о лесе. — Мошков Б. С. (1973). Роль лучистой энергии в выявлении потенциальной продуктивности растений. — Наумов Н. П. (1955). Экология животных. — Папонов А. Н. (1962). Влияние площади питания и плодородия почвы на урожай и особенности развития растений. Канд. дис., ЛСХИ, Л. — Парк Т. (1939). Аналитическое изучение популяций животных и его отношение к общей экологии. Усп. совр. биол., 10, 2. — Полипенко С. И. (1954). Влияние площади питания на урожай подсолнечника, кукурузы, картофеля и чумизы в Черкасской области. В кн.: Сб. студенч. н.-и. работ Киевск. с.-х. инст., 1. Киев. — Пояркова А. И. (1933). Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer* L. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 1. — Пояркова А. И. (1955). Пасленовые. Флора СССР, 22. — Работнов Т. А. (1965). Экспериментальное изучение продуктивности и состава травянистых ценозов. В кн.: Экспериментальная геоботаника, Казань. — Работнов Т. А. (1973). Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Синская Е. Н. (1969). Историческая география культурной флоры. — Синягин И. И. (1975). Площади питания растений. — Смирнова Е. А. (1928). О влиянии фитосоциальных условий на ход борьбы за существование между посевными и сорными растениями. Изв. Главн. бот. сада СССР, 27, 2. — Снигирева А. В. (1936). Опыт экспериментального изучения борьбы за существование в природе. Сов. бот., 6. — Сочава В. Б. (1926). Этюды по экспериментальной фитосоциологии. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 3. — Сукачев В. Н. (1925). Экспериментальная фитосоциология и ее задачи. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 2. — Сукачев В. Н. (1927). К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. В кн.: Памяти акад. И. П. Бородина. Л. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества. — Сукачев В. Н. (1935). Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений. Тр. Петергофск. биол. инст., 15. — Сукачев В. Н. (1941). О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. ДАН СССР, 30, 8. — Тимофеев-Ресовский Н. В., А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. (1973). Очерк учения о популяции. — Умен Д. Т., В. Н. Вехов. (1970). Арахис. БЭС, 2. — Успенская Л. И. (1926). Материалы по экспериментальному изучению борьбы за существование между растениями. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 3. — Харпер Дж. (1964). Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М. — Хауэлл Р. В. (1970). Физиология сои. В кн.: Соя. М.— Чайлахян М. Х. (1964). Факторы генеративного развития растений. — Шенников А. П. (1921). Фитосоциология и опытные питомники. Ж. Петрог. агроном. инст., 3—4. — Шенников А. П. (1939). Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями. В кн.: Президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову. Л. — Шовен Р. (1972). Поведение животных. — Эдельштейн В. И. (1953). Овощеводство. — Эйтинген Г. Р. (1918). Влияние густоты древостоя на рост насаждения. Лесн. журн., 6—8. — Яхонтов В. В. (1969). Экология насекомых. — Becquerel P., J. Rousseau. (1941). Sécrétions par les racines du lin d'une substance spécifique toxique pour une nouvelle culture de cette plante. C. R. Acad. Sci. Paris, 213, 1028. — Bonner J. (1946). Further investigation of toxic substances which arise from guayule plants: Relation of toxic substances to the growth of guayule in soil. Bot. Gaz., 107, 343. — Bonner J. (1950). The role of toxic substances in the interactions of higher plants. Bot. Rev., 16, 51. — Börner H. (1958). Experimentelle Untersuchungen zum Problem der gegenseitigen Beeinflussung von Kulturpflanzen und Unkräutern. Biol. Zbl., 77, 310. — Börner H. (1960). Über die Bedeutung gegenseitiger Beeinflussung von Pflanzen in landwirtschaftlichen und forstlichen Kulturen. Angew. Bot., 34, 3/4. — Börner H. (1968). Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen (allelopathische Erscheinunger). — Borthwick H. A., M. N. Parker. (1939). Photoperiodic responses of several varieties of soybeans. Bot. Gaz., 101, 341. — Brenchley W. E. (1919). Some factors in plant competition. Ann. of appl. biol., 4. — Buntig E. G., L. A. Willey. (1959). The cultivation of maize for fodder and ensilage. Agric. Sci., 52, 3. — Burkart A. (1952). Las Leguminosas Argentinas sylvestres y cultivadas. — Burkart A., H. Brücher. (1953).

Phaseolus aborigineus Burkart, die mutmabliche andine Stammform der Kulturbohne. Der Zucht., 23, 3. — Clements F. E., J. E. Weaver. (1924). Experimental vegetation. Carn. Inst. Publ., 355. — Clements F. E., J. E. Weaver, H. C. Hanson. (1929). Plant competition. Carn. Inst. Publ., 398. — Curtis J. T., G. Gottbam. (1950). Antibiotic and autotoxic effects in prairie sunflower. Bull. Torrey Bot. Club, 77, 187. — Donald C. M. (1958). The interaction of competition for light and for nutrients. Austr. J. Agric. Res., 9, 421. — Donald C. M. (1961). Competition for light in agricultural and pasture plants. In: Mechanisms in biological competition. Cambridge. — Donald C. M. (1963). Competition among crop and pasture plants. Adv. in Agr., 15. — De Peralta F. (1935). Some principles of competition as illustrated by Sudan grass. Ecolog., 5. — Gaertner F. V., E. Braunroth. (1935). Über den Einfluss des Mondlichtes auf den Blühtermin der Lang- und Kurztagpflanzen. Beih. Bot Zentralbl., Abt. A., 33. — Gentry H. S. (1969). Origin of the Common Bean *Phaseolus vulgaris*. Econ. Bot., 29, 1. — Grümmer G. (1955). Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen—Allelopathie. — Hamner K. C. (1940). Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. Bot. Gaz., 101, 3. — Knapp R. (1954). Experimentelle Soziologie der höherer Pflanzen. — Kohnke H., S. R. Miles. (1951). Rates and patterns of Seeding corn on high fertility land. Agr. J., 43, 10. — Krapovickas A., A. Rigoni. (1957). Nuevas especies de Arachis vinculadas al problema del origen del Mani. Darwiniana, 11, 3. — Macfadyen A. (1963). Animal ecology. Aims and methods. — Martin P. (1956). Qualitative und quantitative Untersuchungen über die Ausscheidung organischer Verbindungen aus den Keimwurzeln des Hafers (*Avena sativa* L.). Naturwiss., 43, 227. — Martin P. (1957). Die Abgabe von organischen Verbindungen insbesondere von Scopoletin, aus den Keimwurzeln des Hafers. Zeitschr. Bot., 45, 6. — Morse W. J. (1950). History of soybean production. In: Soybeans and soybean products, 1, New York. — Odum E. P. (1963). Ecology. — Painter C. G., R. W. Leamer. (1953). The effects of moisture, spacing, fertility and their interrelationships on grain *Sorghum* production. Agr. J., 45, 6. — Park Th. (1937). Experimental studies of insect populations. Amer. Nat., 71. — Probst A. H. (1945). Influence of spacing on yield and other characters in soybeans. J. Amer. Soc. Agr., 37, 7. — Putt E. D., S. A. Fehr. (1951). Effect of plant spacings, row spasings and number of plant per bill on advance hybrid sunflower. Sci. Agric., 31, 11. — Raunkiaer C. (1937). Plant life forms. — Varma S. C. (1938). On the nature of competition between plants in the early phases of their development. Ann. of Bot., 11, 5. — Walter H. (1964). Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, 1, Jena. — Wollny E. (1885). Seat und Pflege.

Ленинградский государственный университет. Получено 15 I 1976.

SUMMARY

The regularity of ontogenetic reaction of individuals taken from different species of annual plants upon the increasing population solidity was considered with the help of our own data as well as literary materials. Among species of annual plants two groups are settled to exist — individuals of the first group of species (*Arabidopsis thaliana*, *Avena sativa*, *Bulbine annua*, *Hordeum sativum* etc.) respond to the condencing of crops with acceleration of generative development, whilst individuals of the second group of species (*Datura stramonium*, *Glycine max*, *Helianthus cultus*, *Phaseolus vulgaris* etc.) — on the contrary respond with its deceleration. It is demonstrated, that in natural conditions, the populations of species with positive effect of condensing have, as usual, high solidity, whilst the populations of the species with negative effect — low solidity.

УДК 005 : 581.526.53 : 581.55 (571.65/.66)

Б. А. Юрцев

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ТИПОЛОГИИ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

B. A. YURTSEV. SOME QUESTIONS OF TYPOLOGY OF STEPPE PHYTOCOENOSES IN THE NORTHEASTERN ASIA

Экстразональные реликтовые степные сообщества таежных ультраконтинентальных районов Северо-Восточной Якутии и континентальных районов Чукотской тундры обнаруживают весь комплекс диагностических признаков степного типа растительности; введение для них особого термина («степоиды») излишне. Степная растительность Северо-Востока включает климаксовые сообщества (топоэдафический климакс сухих южных склонов), серийные сообщества, серийные открытые группировки. По отношению доминантов и других компонентов к термической поясности различаются микротермно-степные и гемикриофитно-степные (гипоарктические и субальпийские) сообщества; криофиты в них часто отсутствуют. Содоминирование степных растений и арктоальпийских криофитов характерно для кустарничково-травянистых тундростепных сообществ (где тундровые содоминанты — кустарнички) и смешанных травянистых сообществ ксерофитов и криоксерофитов (типа «криофитных степей»). Представляя собой места концентрации реликтовых элементов, степные сообщества Северо-Востока нуждаются в скорейшей и полной инвентаризации, комплексном изучении и охране.

Экстразональная степная растительность Северо-Восточной Азии привлекала внимание многих исследователей (Шелудякова, 1938, 1957; Яровой, 1939; Караваев, 1961; Караваев, Добрецова, 1964; Караваев, Скрябин, 1971; Юрцев, 1961, 1964, 1968, 1974; Юрцев и др., 1975; Скрябин, 1968, и др.). В целом ряде перечисленных работ, помимо описания самих сообществ, приводятся те или иные классификационные построения, как правило, различно представленные у разных авторов.

В этой статье рассматриваются общие вопросы типологии своеобразных степных сообществ Северо-Востока. Поскольку принадлежность последних к степному типу растительности иногда оспаривается, я начну с рассмотрения последнего вопроса.

СТЕПИ ИЛИ «СТЕПОИДЫ»?

В ранее опубликованных работах (Юрцев, 1961, 1964, 1968, 1974) мною уже приводились основания, заставляющие относить сообщества степных растений Северо-Восточной Азии к степному типу растительности. Среди этих оснований упоминались флористический и экологический состав сообществ, включающих типично степные, лугостепные, петрофильно-степные и так называемые криофильно-степные виды; набор биоморф (и экобиоморф); горизонтальная и вертикальная структуры сообществ; комплекс микроклиматических и эдафических прямодействующих режимов. В данном случае класс объектов определяется через сочетание диагностических признаков, любой из которых «порознь» может встречаться и в других классах или вместе с признаками, чуждыми данному классу.

Поскольку сообщества микротермных ксерофильных трав, о которых идет речь, обнаруживают весь комплекс диагностических признаков степного типа растительности, нет никаких оснований отрицать их степную

природу и вводить для обозначения их особое понятие «степоиды» (Сочава, Липатова, 1960). Тем не менее в литературе иногда высказывается мнение, что большинство ксерофитных сообществ Чукотки следует относить не к степному, а к «степоидному» типу растительности (Кожевников, 1975, 1976, 1977).

Рассмотрим подробнее некоторые особенности степной растительности, которые необходимо учитывать при классификации ксерофитных сообществ Северо-Востока. Вслед за Е. М. Лавренко (1940, 1956, с. 595 и др.) я отношу к степному типу растительности сообщества с преобладанием многолетних микротермных ксерофильных (морозо- и засухоустойчивых) трав, в первую очередь — дерновинных злаков. При этом в число ксерофитов включаются, помимо эуксерофитов, также эври- и мезоксерофиты. Однако, исходя из приводимых ниже соображений, это определение следовало бы несколько расширить и дополнить: 1) включить в степной тип растительности сообщества гемикриофильных (субгекистотермных) ксерофитов (см. ниже), эколого-ценотический оптимум которых лежит в субальпийском поясе гор или в южной части Гипоарктики, т. е. вне пояса или зоны криофитов; 2) отметить ряд других экологических особенностей степных растений, например их приуроченность к циркумнейтральным или слабощелочным почвам, как правило, насыщенным кальцием; 3) подчеркнуть особенности надземной и подземной структур степных сообществ (неполную сомкнутость травостоя, высокую корненасыщенность почвы).

С позиций данной «эколого-физиономической» трактовки степного типа растительности вполне правомерно относить к нему не только классические степи запада Евразии с господством перистых ковылей и нередко хорошо развитой синузией весенних эфемеров и эфемероидов или существенно отличающиеся по составу, облику и генезису дауро-монгольские степи (с господством остистых ковылей, пижмовые и др.), но и коротко-травные прерии Великой Равнины Северной Америки.

Минимальная площадь сообщества. Небольшие размеры площадей, занятых в тундровых районах конкретными фитоценозами степных растений, не могут служить препятствием для отнесения этих фитоценозов к степному типу растительности. Площадь фитогенного поля особей степных трав или их автономных структурных частей (парциальных кустов) достаточно мала по сравнению с таковой деревьев и кустарников, поэтому минимальная площадь степных фитоценозов может измеряться немногими квадратными метрами. Размеры площади степных участков при прочих равных условиях зависят от макроклимата данной местности. В резкоконтинентальных районах тундровой зоны конкретные степные фации и их фрагменты занимают площадь от нескольких до многих десятков квадратных метров. Будучи приурочены здесь к наиболее сухим, наилучше инсолируемым местоположениям (выпуклые участки верхних частей крутых южных склонов), они, как правило, перемежаются с нестепными фациями тех же ксеротермных урочищ. В межгорных котловинах наиболее сухих районов Северо-Восточной Якутии (в подзоне северной тайги) на крутых южных склонах имеются целые степные урочища с достаточно сложной внутренней дифференциацией; они простираются на десятки и даже сотни метров вверх от подножья склона, а местами — на многие километры вдоль склона. Наконец, в наиболее сухом и теплом (в пределах северо-востока Якутии) районе межгорной котловины среднего течения Индигирки (с. Тюбелях—устье р. Иньяли) существуют крупные фрагменты лесостепного ландшафта:[1] здесь степи захватили равнинные междуречья на днище котловины, а также прилегающие к ним южные, западные и восточные склоны гор и высоких террас, оттеснив лиственничники и заросли кустарников во всевозможные депрессии рельефа и на теневые склоны; почти все лиственничники в пределах

[1] Характеристике этого ландшафта был посвящен доклад автора на годичной сессии Ученого совета Ботанического института АН СССР (март 1977 г.).

данного ландшафта имеют ярус лугостепных трав и наземный покров из мезоксерофильного мха *Rhytidium rugosum*.

По проективному покрытию (от 25—40 до 80—90%) степные сообщества Северо-Востока, в том числе и Чукотки, не отличаются от своих аналогов из зонально-степных и лесостепных районов, в особенности горных. При этом сравнивать их нужно в первую очередь не с восточноевропейскими равнинными степями, а со степями низкогорий и пенепленов Байкальской Сибири и Даурии. Сомкнутый травостой характерен не для настоящих степей, а для лугов и более мезофитных вариантов луговых степей; общее проективное покрытие травостоя 60—80 (90)% для настоящих (классических) степей является достаточно высоким. Площадь оснований надземных частей растений в степях бывает намного ниже, так что значительная (нередко — бóльшая) часть поверхности субстрата оголена или дает приют напочвенным синузиям ксерофильных или мезоксерофильных мхов, лишайников, иногда и водорослей (Лавренко, 1956). По данным М. А. Рещикова (1961), ковыльные (*Stipa decipiens* P. Smirn. = =*S. krylovii* Roshev. emend. Tzvel.) степи Западного Забайкалья в годы с влажным летом и (или) снежной зимой имеют проективное покрытие травостоя до 70—80, в засушливые годы — 40—50%; то же отмечается для богаторазнотравно-злаковых степей, тогда как в тонконоговых и типчаковых степях (*Koeleria cristata*,[2] *Festuca lenensis*) проективное покрытие редко превышает 50%, а в пижмовых степях (*Filifolium sibiricum*) — 30—60%. Еще более показательны данные по соотношению площади оснований растений и проективного покрытия травостоя в разных степных сообществах, установленные на полигон-трансекте Харанорского степного стационара в Онон-Аргунской степи, т. е. в собственно Даурии (Волкова, 1970): соответственно 8—14 и 30—40% в типчаково-пижмовой степи, 8—12 и 30—50% — в пижмовой, менее 8—12 и 40—70% — в тырсовой степи. Для степных сообществ характерна несомкнутость травостоя в надземной сфере при высокой насыщенности корнеобитаемого слоя; последнее определяет замкнутый характер сообществ. По мере нарастания засушливости — от северных степных подзон к южным — закономерно уменьшается проективное покрытие степной растительности, то же наблюдается и в каждой подзоне при увеличении щебнистости субстрата и крутизны склонов. В статье В. Б. Сочавы и В. В. Липатовой (1960), в которой впервые введено понятие «степоиды», не сообщается данных о проективном покрытии этих группировок; по личному сообщению Липатовой, оно в основном колеблется в пределах 60—80%, т. е. не отличается от такового в настоящих степных сообществах. Отграничение «степоидов»[3] от степей по данному признаку невозможно.

Как и большинство авторов, я отделяю степные сообщества от открытых серийных группировок степных растений, но считаю нецелесообразным придавать таким группировкам ранг самостоятельного типа растительности. Рубеж между открытыми группировками и сообществами степных растений, обладающих мощной корневой системой, проходит при достаточно низких значениях проективного покрытия травостоя, по-видимому, значительно ниже 30% (см. выше), а для пустынных степей Северной Гоби — даже ниже 10% (Юнатов, 1974).

Проективное покрытие степного травостоя входит в число факторов, определяющих его средообразующую роль, однако последняя в ксерофитных сообществах в гораздо большей степени зависит от насыщенности почвы корнями. Установлено, что в степных сообществах Даурии запас подземной (в основном — корневой) фитомассы в 19—33 раза превышает

[2] Латинские названия растений даны по «Флоре СССР» с некоторыми коррективами по позднейшим источникам.

[3] Из работ Ю. П. Кожевникова (1976, с. 109; 1977, с. 604) видно, что он неправильно применяет термин В. Б. Сочавы «степоиды» для обозначения разреженных группировок «термоксерофитов», противопоставляемых сомкнутым сообществам тех же растений («каменистым степям»); при этом принимается, что ценотические отношения между степными травами появляются при проективном покрытии порядка 90—100%.

запас надземной фитомассы (Снытко, 1970). В степных сообществах Северо-Востока верхние горизонты почвы также очень густо пронизаны разветвленными корнями трав. Точная количественная оценка средообразующей роли растительности — трудная и пока не решенная задача. Во многом эта роль определяется составом биоморф и относительным и абсолютным обилием (плотностью) особей, относящихся к разным биоморфам. Исходя из структурно-физиономического сходства степей Северо-Востока с горно-степной растительностью Забайкалья, нет оснований предполагать, что средообразующая роль их существенно разнится.

Косвенным качественным показателем средообразующей роли растительности является характер почвы под данной растительностью. Сведения о почвах степных сообществ бассейнов Яны и Индигирки опубликованы в ряде работ (Ваньковский, 1960; Наумов, Андреева, 1963; Наумов, 1973; Волховинцер, 1974, 1977; Скрябин, Коноровский, 1975, и др.). По заключению почвоведа И. А. Соколова (устное сообщение), эти почвы безусловно принадлежат семейству степных (надтиповой категории, включающей черноземный, каштановый и, возможно, некоторые другие типы). Из диагностических признаков степных почв, прослеженных и в почвах обсуждаемых сообществ, можно отметить: 1) околонейтральный pH (pH гумусного горизонта — от (6.2) 6.7—6.9 до 7.4, нижележащих горизонтов — обычно выше 7 (до 8.9); 2) насыщенность поглощающего комплекса почвы по всему профилю, в основном Ca^{2+}; 3) наличие неглубоко залегающего (15—25 см) карбонатного горизонта, прослеженного и на кислых материнских породах; 4) аккумулятивное гумусообразование; 5) недифференцированность силикатной части профиля. В. И. Волховинцер пришел к выводу о принадлежности «каштановидных» почв под несомкнутой степной растительностью бассейнов Яны и Индигирки, центральной Якутии, Онон-Аргунской степи, Тувы, Чуйской и Курайской степи (юго-восточный Алтай) и Аксайских сыртов Тянь-Шаня к самостоятельному генетическому типу «степных криоаридных почв», характеризующему почвообразование в криоаридных ультраконтинентальных условиях (Волховинцер и др., 1975).

Приведенные данные о почвах отражают степную природу интересующих нас экосистем.

Характерным (хотя и не облигатным) фенологическим признаком степной растительности многих районов Восточной Европы и Западной Сибири является летнее «выгорание» травостоя с переходом доминантных видов злаков и осок в состояние полупокоя. Данный признак несвойствен степям Даурии и северо-восточной части МНР, а также «степоидам» амурской подтайги (Сочава, Липатова, 1960) ввиду муссонного типа распределения летних осадков. Степные сообщества Якутии и Чукотки в этом отношении ближе к западным степям.

В цитированной выше работе Сочава и Липатова неоднократно называют амурские степоиды «степными сообществами», «степными фитоценозами», «фитоценозами степного типа» (с. 270), что, на мой взгляд, равносильно отнесению их к степному типу растительности. Но ранее на с. 267—268) читаем: «По характеру растительного покрова они бывают подобны степи. Однако степь — понятие ландшафтно-географическое. Для нее характерна специфичность всех компонентов природного комплекса. Участки, покрытые степными фитоценозами в амурской подтайге, развиты на бурых лесных почвах или на их дериватах (здесь и ниже разрядка моя, — *Б. Ю.*), в условиях климатического режима, благоприятствующего существованию леса. Они представляют собой звено в цикле неогенетических смен, подчиненном коренной лесной ассоциации, и поэтому степями именоваться не могут. . . Поэтому мы предлагаем участки, покрытые группировками степных растений в амурской подтайге, именовать степоидами».

В этом рассуждении не до конца разделены два вполне самостоятельных значения термина «степь»: степь как зональный тип ландшафта и степь

как степной фитоценоз, т. е. единица фитоценотической классификации (такая двойственность существует и в употреблении терминов «тундра», «тайга»).

Из контекста ясно, что речь идет об особом — динамическом — подходе к классификации фитоценозов, получившем дальнейшее развитие в другой работе Сочавы (Soczava, 1973). Главное отличие «степоидов» от степей, согласно Сочаве, заключается в том, что «степоиды» — не коренные (климаксовые) ассоциации, а серийные сообщества II порядка, или «серули», заместившие на сухих южных склонах экстразональные серийные (I порядка) сообщества остепненных дубрав. В свою очередь эти дубравы будучи климаксовым сообществом маньчжурской лесостепи в амурской подтайге сформировались вторично, под влиянием вырубок и пожаров, на месте коренных дубово-сосновых подтаежных лесов борового типа. Превращение остепненных дубрав в «степоиды» происходит в результате прогрессирующей эрозии, весенних палов и т. д. на наиболее крутых южных склонах; при этом «степоиды» лишь незначительно отличаются от своих зональных аналогов — маньчжурских луговых степей — и очень сходны с многими степными сообществами Даурии и Восточной Монголии. Итак, «степоиды» — не степи, очевидно, потому, что если «не трогать» их и защитить от палов, со временем они «должны» смениться дубравами. В то же время травяной покров «степоидов» гораздо более однородный и выдержанный от контура к контуру, нежели травяной покров ксеротермных дубрав (из которых, как считают авторы, образовались степоиды); мезофильные элементы играют в нем скромную роль и обеднены по составу: доминируют степные злаки — *Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, *Poa botryoides* s. l., *Cleistogenes sinensis*, *Stipa baicalensis* Roshev. (=*S. attenuata* P. Smirn.), так что здесь «наблюдается аккумуляция ксерофитов и мезоксерофитов, которые в остепненных лесах встречаются рассеянно» (с. 269), иногда лишь образуя самостоятельные микрогруппировки на лесных прогалинах. Особенно резко проявляется доминирование степных ксерофильных злаков на крутых склонах с маломощными почвами, сформировавшимися на делювии гранитоидов, туфов и базальтов. Бурые лесные почвы и их дериваты (уклонения в сторону степных почв?) обнаружены под вторичными «степоидами» крупных полян; на наиболее сухих склонах с выходами магматических пород, возможно, встречаются горно-степные почвы (почвенные исследования здесь не проводились). Вполне вероятно, что травянистая степная растительность на таких склонах представляет топоэдафический климакс, а сами они — очаги переживания степными растениями эпох гумидизации климата.

Рисуя гипотетическую картину зарастания лесом степных склонов с выходами коренных магматических пород, Сочава и Липатова связывают это с ростом оврагов и рытвин, поселением в них сначала кустарников, а затем и деревьев, постепенным наступлением тех и других на выпуклые участки склонов. Едва ли усиление эрозии может ослабить позиции ксерофитов. К тому же значительная перестройка мезо- и микрорельефа потребовали бы времени, соизмеримого с длительностью крупных циклов флюктуации гидротермического режима климата. При установлении топоэдафического климакса разумнее исходить из современного микро- и мезорельефа, а также из современных климатических условий. Но и для обозначения вторичных ксерофитных травянистых сообществ амурской подтайги нет оснований избегать терминов «степь» или «степные сообщества». Поскольку растительные сообщества формируются сингенетически, то для того чтобы определить, с чем мы имеем дело (степью, лугом или лесом), не столь важно, откуда проникли на вновь образовавшийся степной массив степные растения: с реликтовых ли степных участков скалистых склонов, с лесных ли полян, или же они занесены паводками Амура из степей Даурии.

Разные флороценотические комплексы, как и формируемые ими типы сообществ, могут иметь существенно налегающие географические и потенциальные экологические ареалы. В пределах всей территории, где

активны представители обоих конкурирующих комплексов, на определенных местоположениях можно встретить с сопоставимой вероятностью либо тот, либо другой тип сообществ, либо же оба в мозаичном чередовании, например участки степи и ксеротермных дубрав (обычно с включением элементов второго комплекса). Степные растения достаточно активны в изученных районах амурской подтайги, и потому всюду, где природные агенты (пожары, эрозия и др.) или человек устраняют или ослабляют конкуренцию деревьев и кустарников, на ксеротермных экотопах формируются степные сообщества. Благодаря регулярным весенним палам и затрудненности возобновления деревьев в степных травостоях последние могут существовать неопределенно долго. Состав, структуру, спонтанную динамику этих сообществ и их средообразующую роль едва ли можно правильно понять, подходя к ним как к варианту лесной растительности, но они найдут свое законное место в классификации степных сообществ; их вторичность (на данных участках) и сукцессионные отношения, проявляющиеся в целом ряде второстепенных признаков, нетрудно отразить выделением их в особые подгруппы экстразональных серийных степных сообществ.

Вся совокупность серийных и «серулярных» сообществ и группировок, которые могут возникать на месте данной коренной ассоциации (формации и т. д. — Сочава, 1972), представляет единицу систематизации сукцессионных рядов; члены последних сближаются не на основе ценотического сходства, а на основе сукцессионных отношений (взаимозаменяемости). Выделение таких сборных единиц (эпиассоциаций и т. д.), безусловно оправданное при изучении смен растительности, не должно приводить к исключению производных сообществ из фитоценотической классификации, тем более что в районах с сильно нарушенным растительным покровом определение коренной растительности для каждого экотопа представляет трудную, подчас невыполнимую задачу.

Нельзя согласиться с исключением экстразональных серийных или вторичных степных сообществ из степного типа растительности, не говоря уже об экстразональных коренных степных сообществах, представляющих топоэдафический климакс ксеротермных экотопов в наиболее континентальных лесных и тундровых районах. За этим скрывается тенденция ограничить степной тип растительности степной зоной и соседними — переходными — полосами лесостепи и полупустыни, что невольно приводит к кругу: зона определяется через тип растительности, занимающий плакорные позиции, последний же сам «подгоняется под зону». Любой тип растительности (в том числе и зональный) может иметь более широкие географический и экологический ареалы и соответствующие амплитуды изменчивости. Многие степные сообщества континентальных гипоарктических районов в Гипоарктике экстразональны как тип растительности, но принадлежат интразональным (специфичным для данной зоны) ассоциациям и формациям (например, формация Helictotrichetum krylovii).

В тундровой зоне степные сообщества, находясь у своего климатического предела распространения, образуют необычные энклавы на фоне господствующих криофитных и гемикриофитных тундровых и луговых формаций, с которыми нередко бывают связаны сложными сукцессионными отношениями; повышенная подверженность крутых южных склонов эрозии и денудации — причина того, что значительная часть группировок степных растений в тундровой зоне имеет серийный характер. Представляет большой интерес выяснить экотопологические и сукцессионные взаимоотношения степных сообществ с тундровыми и луговыми, а также подробно изучить переходные (в том числе тундростепные) образования; это можно сделать лишь путем сравнительного анализа всего многообразия сообществ ксеротермных урочищ южных склонов и их условий существования. Выполнение данной задачи отчасти затруднено слабой разработанностью типологии и номенклатуры экстразональной степной и зональной тундровой растительности, а также формаций типа Kobresieta,

сухих луговин и т. д.; существует разнобой и в трактовке типов растительности. При таком положении введение понятия «степоид» («нечто степеобразное, но не собственно степь») без ясных диагностических признаков и определенного таксономического статуса способно только увеличить и усугубить путаницу, так как сюда могут быть причислены любые группировки с заметным участием степных растений (ср. Кожевников, 1977).

ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГО-ТИПОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

А. Отношение степных сообществ к термической поясности

В прежних работах (Юрцев, 1964, 1968, 1974 и др.) я включал степные сообщества Чукотки и подгольцового пояса северо-восточной Якутии в группу «криофильных (криофитных) степей». Однако этот термин применяется Лавренко (1940, 1956) к высокогорным степям, переходным к высокогорным Kobresieta; в качестве синонима им употреблено выражение «пустошные степи». Аналогичные высокогорным степям травянистые сообщества Чукотки с господством мезоксерофитов (*Carex pediformis*, *C. obtusata*, *Festuca lenensis*) и криоксерофитов[4] (*Carex rupestris*, *C. glacialis*, *C. hepburnii*, *Kobresia bellardii*, *Festuca auriculata* и др.) в тех же моих работах отнесены к категории тундростепных сообществ.

По-видимому, разумнее отказаться от применения термина «криофитные степи» к сообществам микротермных ксерофитов и мезоксерофитов, например с господством *Festuca lenensis*, *Carex pediformis*, *C. obtusata*, *C. duriuscula*, *Poa botryoides*, *Helictotrichon krylovii* и др. Эти виды в тундровой зоне становятся доминантами лишь на самых теплых и сухих экотопах, которые здесь занимают небольшие площади. Их сообщества — ксеротермные[5] аналоги группировок бореальных реликтов в тундровой зоне (мезофитных, гигрофитных, гидрофитных), а их основной ареал лежит южнее тундровой (часто и таежной) зоны и ниже гольцового (альпийского) пояса гор. «Скороспелость» многих степных растений (Горшкова, 1971), их приспособленность к прохождению сезонного цикла развития в основном до наступления летней засухи облегчают их проникновение в зону (пояс) криофитов с коротким вегетационным периодом.

Особое место занимают виды, которые в прежних работах я называл криофильно-степными. Это — ксерофиты и мезоксерофиты с гипоарктическим или гипоаркто-субальпийским ареалом, обычно достаточно широко распространенные в тундровой зоне и гольцовом поясе, но имеющие ясный экологический и ценотический оптимум в степных и близких к ним ксеротермных сообществах подгольцового пояса и северной полосы гипоарктической тайги, т. е. вне пояса или зоны криофитов. По своей термоклиматической амплитуде они могут быть названы гемикриофитами, или субгекистотермами, как и другие гипоарктические виды; поскольку в этой группе они составляют ксеротермный элемент, приуроченный к наилучше инсолируемым, интенсивно дренируемым участкам, их можно именовать гемикриоксерофитами, а формации с их доминированием — гемикриофитностепными (гипоарктическими, или субарктическими (Караваев и Добрецова, 1964), и подгольцовыми, или субальпийскими); сюда относятся и сообщества *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*. Более или менее значительное

[4] Вслед за Б. А. Тихомировым (1963), я называю «криоксерофитами» растения засушливых местообитаний холодной безлесной (тундровой) зоны и соответствующего пояса гор — зоны и пояса криофитов. Применение исследователями забайкальских степей того же термина к горно-степным растениям Даурии на том основании, что последние приспособлены к суровым зимам и холодным веснам, кажется нерациональным.

[5] Термины «ксеротермный» и «микротермный» оттеняют разные экологические особенности степных растений: первый — их приуроченность к наиболее сухим и инсолируемым экотопам с особым микроклиматом; второй — приуроченность к умеренному и холодно-умеренному термическому поясу с морозными зимами (речь идет о макроклимате).

участие гипоарктических ксерофитов характерно для всех степных формаций тундровой зоны и для многих степных сообществ подзоны гипоарктической тайги, в том числе и тех, где доминируют микротермные ксерофиты; гемикриофиты поэтому могут служить дифференциальными видами для выделения северных или высокогорных гемикриофитно-микротермных ассоциаций в пределах степных формаций с широкой зональной амплитудой (Caricetum duriusculae, C. obtusatae, C. pediformis, Festucetum lenensis и т. д.). В ультраконтинентальных районах северо-восточной Якутии широко распространены и собственно микротермные ассоциации тех же формаций, в нижнем поясе они преобладают.

Целый ряд микротермных степных ксерофитов и мезоксерофитов по глубине проникновения в тундровую зону и гольцовый пояс не уступает гемикриоксерофитам; таковы, например, *Carex obtusata*, *Pulsatilla multifida*, *Festuca lenensis*, *Silene repens*; в континентальном секторе Азии они ведут себя как аркто-бореальностепные виды.

В степных сообществах даже в тундровой зоне настоящие криофиты,[6] или гекистотермы (растения холодного климата), играют эпизодическую роль или отсутствуют. Переходные сообщества с содоминированием степных растений (микротермных и субгекистотермных) и криоксерофитов я предложил ранее называть тундростепными (Юрцев, 1968, 1974). Однако тундростепные сообщества в подобном широком понимании целесообразно подразделить на две крупные категории: 1) собственно тундростепные кустарничково-травянистые, где в качестве тундровых содоминантов или даже доминантов выступают арктоальпийские или гипоарктические кустарнички, например виды *Dryas*, иногда — *Empetrum*, *Arctous*, *Vaccinium*; 2) травянистые сообщества с содоминированием микротермных и субгекистотермных ксерофитов, с одной стороны, криоксерофитов, — с другой. Именно подобные сообщества Лавренко и называет криофильными, или пустошными, степями, хотя, пожалуй, было бы точнее говорить о криофитно-микротермных степях; строго говоря, они переходны от степных сообществ не к тундрам, а к сообществам травянистых криоксерофитов и криомезоксерофитов, заслуживающим трактовки в качестве самостоятельного типа растительности и занимающим командные позиции в растительном покрове континентальных умеренно аридных альпийских высокогорий Азии и Северной Америки; к сожалению, для обозначения этого типа растительности нет подходящего названия. По набору господствующих жизненных форм криоксерофитные сообщества близки к степным (дерновинные злаки, такие как *Festuca auriculata*, *Stipa* (*Ptilagrostis*) *mongholica* и близкие виды, дерновинные осоковые — *Kobresia bellardii*, *Carex hepburnii*, *C. glacialis* и др.; корневищно-кустовые дернообразующие осоки, например *Carex rupestris*, *C. macrogyna* и др.; стержнекорневые травы с плотным многоглавым каудексом или подушковидные), физиономически это своего рода «арктоальпийская степь». Значительная часть криоксерофитов связана прямым родством с микротермными ксерофитами: *Festuca auriculata* с *F. lenensis*; *Carex rupestris* с *C. argunensis*; *C. hepburnii* с *C. filifolia*, и т. д. Степень ксерофильности в этих парах видов понижается с увеличением криофильности; некоторые признаки ксероморфизма высокогорных растений, возможно, объясняются азотным голоданием и приспособлением к интенсивной ультрафиолетовой радиации (Walter, 1968). Наблюдаются и иные преобразования в ряду близких биоморф, например переход от погруженных дерновин к непогруженным (иногда — кочковидным) или переход стержнекорневых многолетних трав к подушковидному росту. Характерен также перевес жестколистных дернообразующих осоковых над злаками в составе сообществ криоксерофильных трав.

Приведенное разделение ксерофитов на группы по термоклиматической приуроченности является весьма приближенным, так как привязка к изо-

[6] В противоположность некоторым авторам я не включаю в понятие криофит (от греческого «криос» — холод) приуроченности к сухим местообитаниям; для этого удобнее использовать термин «криоксерофит».

термам (например, среднеиюльской $+10°$ С) мало говорит о действительных температурных требованиях растений приземного слоя воздуха, приуроченных к участкам с дополнительным нагревом; необходимы прямые микроклиматические наблюдения в сети стационаров, а также сравнительно-географическое изучение водного режима и почв ксеротермных экотопов и соответствующих адаптаций растений.

Б. Дифференциация степной растительности Северо-Востока в зависимости от эдафических условий

Горностепная растительность Северо-Востока обнаруживает значительное варьирование также в связи с варьированием эдафических условий, что сказывается на составе и соотношении биоморф, а потому и на структуре сообществ. Физиономически сходные варианты можно обнаружить среди бореальностепных и гипоарктостепных сообществ и даже среди арктоальпийских сообществ травянистых криоксерофитов.

Рассмотрим основной ряд изменения эдафических факторов в пределах экологического (топоэдафического) ареала степных сообществ.

1. Изменение водообеспеченности — от гемигидроморфных почв пологих депрессий или подножий сухих южных склонов до очень крутых южных склонов с повышенной щебнистостью.

2. В том же ряду уменьшается содержание мелкозема в субстрате в результате процессов смыва и отчасти его выдувания; однако даже на сильно защебненных участках под поверхностным слоем щебня имеется горизонт, обогащенный вмытым мелкоземом; накоплению мелкозема в почвенной толще благоприятствует также насыщенность ее тонкими густо разветвленными корнями, скрепляющими и цементирующими субстрат. Возможен и эоловый привнос мелкозема, например на крутые склоны речных долин, соседствующие с обширными речными пляжами, обнажаемыми в межень. Немалую роль играет характер выветривания материнской горной породы; иногда на делювии глинистых сланцев или туфов обогащенные мелкоземом почвы встречаются на очень крутых склонах.

3. В том же ряду увеличивается степень подвижности субстрата, и соответственно уменьшается его общая задернованность, зависящая от суммарной площади оснований растений и от корненасыщенности почвы. При прочих равных условиях задернованность возрастает в ходе сукцессий литосерии, отчасти являясь функцией времени с момента первичного закрепления подвижного субстрата; однако усиление эрозии и денудации при оживлении тектонической активности, понижении базиса эрозии, увеличении количества летних осадков или антропогенных нарушениях покрова может привести к обратной сукцессии в первую очередь на крутых склонах.

В том же ряду меняется соотношение господствующих экобиоморф. На мелкоземистых участках с наилучшим влагообеспечением несколько повышена роль ксеромезофитов (например, корневищных злаков *Bromus pumpellianus* ssp. и *Helictotrichon dahuricum*), разнообразнее состав травянистых мезофильных двудольных, в тундровой зоне обычно включающих и арктоальпийские виды. Основными задернителями являются *Carex pediformis*, *C. obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*. Амплитуда варьирования сообществ — от остепненно-луговых до собственно лугостепных (бореальных и гипоарктических). Характерно присутствие низких кустарников — *Rosa acicularis*, *Dasiphora fruticosa*, иногда *Spiraea stevenii*.

У другого полюса главной экологической оси варьирования мы видим достаточно разнородную группу петрофитных сообществ, в которых степные дерновинные злаки играют подчиненную роль или отсутствуют; на первый план выдвигаются стержнекорневые двудольные с разветвленным каудексом — длинностержнекорневые и короткостержнекорневые; к последним относятся также ингредиенты — двулетники и малолетники (*Androsace septentrionalis*, *Chamaerhodos erecta*, *Arabidopsis bursifolia*, виды

Lappula и др.); собственно эфемеры отсутствуют, как и луковичные эфемероиды. Среди длинностержнекорневых ксеропетрофитов полезно выделить следующие группы растений: 1) травы с плотным многоглавым каудексом и, как правило, розеточными и полурозеточными надземными побегами (*Arenaria capillaris*, *Phlojodicarpus villosus* и др.); основание каудекса у части видов втягивается в почву; 2) травы с рыхлым каудексом, состоящим из стелющихся или восходящих побегов, как бы обрастающих субстрат и ветвящихся надземно (в приземном слое); у части видов наблюдается придаточное укоренение стелющихся побегов; 3) настоящие подушковидные растения; среди них есть и представители колючих подушек (*Arenaria tschuktschorum*, отчасти *A. meyeri*); 4) полукустарнички, тесно примыкающие ко второй группе, в основном виды родов *Artemisia*, *Dracocephalum*, *Thymus*; 5) полукустарники (*Artemisia gmelinii* ssp. *scheludjakoviae*, *A. lagocephala*, *Astragalus fruticosus*). Эти же группы биоморф играют значительную роль в степных сообществах Забайкалья (Рещиков, 1961; Горшкова, 1971; Пешкова, 1972).

Наконец, центральную экологическую группу сообществ образуют собственно степные фитоценозы с доминированием дерновинных (реже — корневищно-кустовых) злаков и дернообразующих, большей частью корневищно-кустовых осок; травостой обычно несомкнут (30—90% покрытия), но гумусовый горизонт почвы густо насыщен корнями. Такие сообщества, как правило, приурочены к более или менее крутым сухим склонам, обогащенным мелкоземом. Господство дерновинных злаков характерно для более зрелых стадий сукцессионных рядов и для обогащенных мелкоземом участков; корневищно-кустовым осокам принадлежит немалая роль в колонизации крутых склонов с не вполне стабильным субстратом.

Многие авторы принимают для степей Северо-Востока три основных категории (подтипа или класса формаций), установленные Лавренко (1940, 1956) для степей Евразии: подтип луговых степей, подтип настоящих (дерновинно-злаковых) степей, подтип петрофитных (литофитных, тимьянниковых, горных) степей. Иногда выделяется особый подтип субарктических степей (Караваев, Добрецова, 1964; Караваев, Скрябин, 1971), но, как было показано выше, это деление проходит в другой плоскости; по существу упомянутые три категории могут быть выделены как среди микротермных, так и среди гемикриофитных степных сообществ. Впрочем разграничение их на рассматриваемой территории часто вызывает затруднения. Так, доминанты лугостепных сообществ, наиболее типичных для менее сухих участков (*Carex pediformis*, *Poa botryoides* и др.), на крутых щебнисто-мелкоземистых склонах в подгольцовом поясе или в тундровых районах иногда образуют несомкнутые сообщества типично степной структуры, к тому же со значительной примесью ксеропетрофильных двудольных («петрофитная луговая степь»?). То же отмечается для степей Байкальской Сибири и Монголии (Рещиков, 1961; Пешкова, 1972; Малышев, 1957). В межгорной котловине среднего течения Индигирки (устье р. Иньяли—с. Тюбелях) на междуречьях и склонах распространены мелкодерновинные келериевые и овсецово-келериевые микротермные степи, по структуре отчасти напоминающие сухие степи: значительные просветы между дерновинами и куртинками цветковых растений заняты слоевищами напочвенных лишайников с господством *Parmelia vagans* (до 50—60% покрытия).

Е. М. Лавренко (1956) выделяет сообщества ксеропетрофильных полукустарничков, характерных для скально-каменистых склонов степной зоны, в особый тип растительности — тимьянники; для многих засушливых территорий Северной и Центральной Азии, а также запада Северной Америки более подходящим названием подобных сообществ было бы «полынники». А. П. Хохряков (1976) отделяет ксеропетрофитные сообщества Северо-Востока от собственно степных в качестве «формаций нагорных ксерофитов», отмечая, что характерные для тех и других комплексы видов топографически неразделимы. То же отмечается для степей Байкальской Сибири (Малышев, 1957; Пешкова, 1972) и Даурии.

Интересно, что многие степные двудольные (например, *Arenaria capillaris* из гвоздичных, *Arctogeron gramineum* из сложноцветных) в надземной части как бы имитируют облик дерновинных злаков с щетиновидными вверх направленными листьями, однако в подземной части резко отличаются тем, что имеют длинный стержневой корень. Можно предположить, что обе доминирующие группы биоморф горных степей — дерновинные злаки и стержнекорневые розеткообразующие двудольные с разветвленным каудексом — представляют специфические линии адаптации однодольных (злаки) и травянистых двудольных к освоению одного и того же комплекса условий; горно-степные стержнекорневые полукустарнички, вероятно, представляют параллельную линию адаптации полудревесных растений. Исследования А. А. Горшковой (1971, с. 108) в степях Даурии показали, что в особо засушливые годы степные дерновинные злаки (в том числе ковыли) сильнее страдали от иссушения, нежели многие длинностержнекорневые двудольные со слабее выраженными признаками ксероморфизма; очевидно, наличие мощного главного корня позволяет лучше решить проблему водоснабжения в горных условиях и легче бороться с погребением щебнем на крутых склонах. Лишенные возможности решать проблему водоснабжения тем же путем, что и двудольные, дерновинные злаки вынуждены развивать густую сеть волосовидно-разветвленных корней; обновление корневой системы происходит у них гораздо интенсивнее, чем у стержнекорневых растений. Компактность расположения розеточных побегов, способность к длительному возобновлению и особенности корневой системы сделали биоморфу дерновинных злаков ценотически самой мощной в степных условиях и по конкурентной способности, и по влиянию на почвообразование. Особенно резко ценобиотическое превосходство дерновинных злаков над представителями иных жизненных форм проявилось при завоевании степной растительностью обширных лёссовых и суглинистых равнин. Не случайно сообщества дерновинных злаков характеризуют климаксовые стадии сукцессий равнинной степной растительности, что четко проявляется при зарастании залежей. Корневищные злаки и осоки с недолговечными парциальными кустами играют первоочередную роль в зарастании нарушенных участков, но затем уступают доминирование дерновинным формам злаков. На грубоскелетных щебнистых почвах гор и пенепленов (отчасти и на песчаных почвах) существенно повышается относительная роль стержнекорневых ксерофильных трав и полукустарничков.

Есть все основания предполагать, что сосуществование дерновинных злаков и стержнекорневых двудольных, в том числе и полукустарничков,— древняя, возможно, первичная особенность горно-степной растительности. Названные биоморфы могли формироваться в сходных условиях, однако конституциональные различия определили значительное несходство зон адаптации и особенно зон доминирования представителей трех упомянутых групп, отличия их потенциальных эколого-географических ареалов и их эколого-ценотических оптимумов. Учитывая также значительную топографическую, экологическую и флорогенетическую близость между горными вариантами настоящих степей и петрофитными степями, а также их многообразные сукцессионные связи, я считаю вполне допустимым относить их к единому типу растительности — степному; тимьянники степных районов Западной Евразии, а также степные полынники Восточной Сибири и запада Северной Америки в свою очередь очень близки к петрофитным (тимьянниковым, полынным) степям, как бы представляя их крайнюю модификацию.

Сообщества травянистых и полудревесных ксеропетрофитов скал и осыпей, возможно, один из древних истоков степной растительности Ангариды. Другим истоком, по-видимому, служили травянистые синузии ксеротермных вариантов разреженных лесов гористых южных склонов, что, в частности, вероятно для тырсовых ковылей.

Сообщества микротермных и гемикриофильных ксеропетрофитов — один из наиболее широко распространенных в горных районах Северо-Востока

вариантов степной растительности. Однако далеко не все петрофитные травянистые группировки могут быть отнесены к степному типу растительности. В него, конечно, нельзя включить группировки скальных гигроомброфитов (растений сырых тенистых скал), а также группировки олиготрофных петрофитов, океанических петрофитов и т. д.

Изучение степных сообществ северотаежных и тундровых районов Северо-Востока представляет выдающийся интерес для фитоценологии, экологии, флористики и палеогеографии; не без основания эти сообщества и их экосистемы рассматриваются в качестве реликтов исчезнувшего «арктостепного биома» (Matthews, 1976; Young, 1976). Являясь местами повышенной концентрации реликтовых растений и будучи легко подвержены эрозии при различного рода антропогенных воздействиях, степные склоны Северо-Востока являются первоочередным объектом с точки зрения задач охраны природы, и в частности сохранения генофонда флоры. Автор надеется, что приведенные в этой работе соображения окажутся полезными для планирования дальнейших исследований и обобщения их результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Васьковский А. П. (1960). Географические особенности почв лесной области Крайнего Северо-Востока. Краеведч. зап., 3. — Волкова В. Г. (1970). Растительные сообщества и их видовой состав. В кн.: Топология степных геосистем, Л. — Волховинцер В. И. (1974). Сухостепные почвы Яно-Оймяконского нагорья. Почвоведение, 4. — Волховинцер В. И. (1977). О различиях гумусообразования в степных почвах холодных и умеренно теплых аридных территорий Евразии. В кн.: Проблемы сибирского почвоведения, Новосибирск. — Волховинцер В. И., Б. П. Градусов, Н. П. Чижикова. (1975). О составе глинистых минералов некоторых экстраконтинентальных районов азиатской части СССР. Почвоведение, 8. — Горшкова А. А. (1971). Экология водного режима степных растений Забайкалья. В кн.: Экология флоры Забайкалья, Иркутск. — Караваев М. Н. (1961). По горным степям верхней Индигирки. Бюлл. МОИП, отд. геол., 36, 5. — Караваев М. Н., Л. А. Добрецова. (1964). Краткий очерк растительности реки Неры в ее нижнем течении (бассейн верхней Индигирки). Бот. ж., 49, 11. — Караваев М. Н., С. З. Скрябин. (1971). Растительный мир Якутия. — Кожевников Ю. П. (1976). Типы растительности Чукотки и Анадырского края. В кн.: VII симпозиум «Биологические проблемы Севера». Ботаника (тез. докл.). Петрозаводск. — Кожевников Ю. П. (1977). Вниз по Майну и Анадырю от Ваеги до Усть-Белой (Чукотский национальный округ). Бот. ж., 62, 4. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 1, М.—Л. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, 2. М.—Л. — Малышев Л. И. (1957). К познанию степной растительности побережий северного Байкала. Бот. ж., 42, 9. — Малышев Л. И., Ю. П. Кожевников. (1975). *Б. А. Юрцев.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. 1974. Бот. ж., 60, 11. — Наумов Е. М. (1973). Главные типы генетических почвенных профилей и особенности почвенного покрова таежной зоны Крайнего Северо-Востока. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР, Магадан. — Наумов Е. М., А. А. Андреева. (1963). Почвы остепненных склонов Яно-Индигирского нагорья. Почвоведение, 3. — Пешкова Г. А. (1972). Степная флора Байкальской Сибири. — Рещиков М. А. (1961). Степи Юго-Западного Забайкалья. — Скрябин С. З. (1968). Степная растительность в среднем течении р. Индигирки. Автореф. канд. дис. Якутск. — Скрябин С. З., А. К. Коноровский. (1975). Растительность и почвы степей среднего течения Индигирки. В кн.: Ботанические материалы по Якутии, Якутск. — Снытко В. А. (1970). Геохимия урочища. В кн.: Топология степных геосистем. — Сочава В. Б. (1972). Классификация растительности как иерархия динамических систем. Геоботаническое картографирование, 1972. — (Сочава В. Б.) V. Soczava. (1973). Use of a criterion of dynamic phytocoenology in solving certain botanico-geographical problems. Acta Bot. Acad. Sc. Hung., 19. — Сочава В. Б., В. В. Липатова. (1960). Группировки степных растений в Амурской подтайге. МОИП, 3. — Типология степных геосистем. (1970). — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Хохряков А. П. (1976). Реликтовые элементы флоры Колымского нагорья и прилежащей части Охотии в пределах Магаданской области. Бот. ж., 61, 11. — Шелудякова В. А. (1938). Растительность бассейна реки Индигирки. Сов. бот., 4—5. — Шелудякова В. А. (1957). Степная растительность якутского Заполярья. Тр. Инст. биол. ЯФАН СССР, 3. — Юнатов А. А. (1974). Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. — Юрцев Б. А. (1961). К характеристике подзоны северотаежных лиственничников западной части бассейна р. Яны. В кн.: Материалы по растительности Якутии, Якутск. — Юрцев Б. А. (1964). Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Ха-

ята (Восточная Якутия). Геоботаника, 16. — Юрцев Б. А. (1968). Степные сообщества Чукотской тундры и вопрос о плейстоценовой «тундростепи». В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода, Хабаровск. — Юрцев Б. А. (1974). Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». Бот. ж., 59, 4. — Юрцев Б. А., В. Н. Андреев, В. И. Перфильева, З. П. Савкина. (1975). Путеводитель ботанической экскурсии в северо-восточную Якутию. — Яровой М. И. (1939). Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта. Сов. бот., 1. — Matthews J. V. (1976). Arctic-steppe — an extinct biome. In: American Quaternary Association. Abstracts of the 4-th biennial meeting. — Walter H. (1968). Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung.— Young S. (1976). Is steppe tundra alive and well in Alaska? In: American Quaternary Association. Abstracts of the 4-th biennial meeting.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 IV 1978.

SUMMARY

The extrazonal relictous steppe plant communities in the ultracontinental taiga parts of the northeastern Yakutia as well as in the continental parts of the Chukotka Tundra demonstrate all the set of diagnostic features of the steppe vegetation (the floristic and ecological composition, the set of life forms, the under- and aboveground structure: the combination of discontinuity of the aboveground layer with a highest root density; the steppe type of soilformation processes, etc.); the introducing of a special term 'steppoids' for them seems superfluous. The steppe vegetation of the northeastern Asia includes climax plant communities (topo-edaphic climaxes of dry steep south-facing slopes) along with seral ones and various seral open groupings of steppe plants. With respect to thermal zonation, one can distinguish micro-thermic steppe associations and hemi-cryophtic ones (hypoarctic and sub-alpine), the very cryophytes mostly being absent; whereas the co-dominance of steppe plants and arctic-alpine cryophytes is characteristic of the dwarfshrub-herb tundra-steppes with the tundra co-dominants represented by dwarf shrubs, and of mixed herbaceous associations of xerophytes and cryo-xerophytes approaching some alpine steppes of Central Asia. Both microthermic and hemi-cryophytic steppes can be subdivided into 3 major cathegories: meadow-steppe, steppe proper, and petrophytic steppe, replacing one another with the increase of steepness and dryness of steppe slopes, the decrease of the fine-grain fraction in a soil, and the increase of discontinuity of the above-ground layer. The steppe associations of the northeastern Asia being the loci of concentration of relic species badly need the full inventory, the complex studies, and the preservation.

УДК 581.134.4 : 581.331.2 : 582.632.1

В. С. Чупов

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИММУНОЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ БЕЛКОВ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ СЕРЕЖКОЦВЕТНЫХ

V. S. CHUPOV. THE COMPARATIVE IMMUNOELECTROPHORETIC INVESTIGATION OF POLLEN PROTEINS OF SOME *AMENTIFEROUS* TAXA

С помощью антисывороток, полученных к белкам пыльцы *Populus tremula* L. и *Corylus avellana* L., исследовались водные экстракты белков пыльцы 22 видов покрытосемянных. Показано, что в белках пыльцы сохраняется значительная степень иммунологического подобия молекул в пределах таксонов более высокого ранга, чем в белках семян. Это позволяет вести сравнительно-иммунологические исследования в пределах таксонов рангом выше семейства. Установлено, что порядки *Fagales*, *Betulales*, *Juglandales* представляют собой близкородственную группу. Порядок *Juglandales* не может быть перенесен в группу родства порядка *Rutales*. Порядок *Salicales* родствен указанным выше порядкам, занимая в то же время несколько обособленное от них положение. Его родство с порядком *Violales* нашими данными не подтверждается. Возможно, что все рассмотренные порядки имеют более близкое родство с группой *Rosidae*, чем с *Magnoliidae*.

Исследования по систематике растений с применением иммунных сывороток в настоящее время ведутся в основном с использованием белков семян. Как можно видеть из многочисленных исследований (Jensen, 1968, 1974; Hillebrand, Fairbrothers, 1970; Чупов, 1973, 1975; Чупов, Кутявина, 1978, и др.), методики, основанные на использовании этих белков, дают значимые результаты на уровнях таксономической иерархии от вида до семейства или группы близких семейств. Попытки использовать белки семян для установления серологическим методом родства групп более высокого ранга (Moritz, 1966; Simon, 1970; Чупов, 1975) пока не могут считаться удовлетворительными как из-за слабости возникающих реакций, так и в силу большой проблематичности выводов, которые из них следуют. Ниже мы остановимся на разборе одного из этих примеров.

Исследования некоторых авторов (Tel-Or et al., 1975; Wallace, Boulter, 1976) показали, что такие ферментативные белки, как цитохром «С» и ферродоксины, сохраняют высокую степень иммунологического соответствия своих молекул в пределах таксонов гораздо более высокого ранга — от порядка до класса и выше. Однако работы с этими белками, находящимися в растительных тканях в малых количествах, сопряжены со значительными трудностями, связанными с их выделением и сохранением. Для повышения достоверности выводов необходимо вести сравнение по нескольким белкам и по многим таксонам. При этом работа становится технически трудно выполнимой.

Уже довольно давно Петерсен и Фэйрбразерс (Petersen, Fairbrothers, 1971) показали, что использование белков спор позволяет вести таксономические исследования у папоротников на уровне классов.

В данной работе мы предприняли попытку исследовать возможность применения белков пыльцы для целей систематики покрытосемянных.

Материал и методика

Были получены кроличьи антисыворотки к белкам пыльцы *Populus tremula* и *Corylus avellana*.

Белки для иммунизации животных были получены из свободно высыпающейся пыльцы цветущих растений. Для этого ветви с уже вытянувшимися для цветения сережками срезали с деревьев и ставили в воду при комнатной температуре. Пыльцу, высыпающуюся на следующий день, собирали в подставленные сосуды, заливали 0.2 М фосфатным буфером с pH=7.3 и при температуре около 0° С растирали в пестиковом гомогенизаторе. Полнота разрушения материала контролировалась под микроскопом. Полученный гомогенат центрифугировался 20 мин при 0° С и 16 000 g. Белки из надосадочной жидкости осаждались сначала приливаемым по каплям насыщенным раствором $(NH_4)_2SO_4$, а затем добавлением кристаллического сернокислого аммония. Осадок оставляли в холодильнике на ночь, затем осаждали центрифугированием, растворяли в минимальном количестве указанного выше буфера, центрифугировали и лиофильно высушивали. Полученный порошок хранился в вакуумэксикаторе над силикагелем при температуре 5÷7° С.

Схема иммунизации включала в себя одну внутримышечную инъекцию с полным адъювантом Фрейнда и после десятидневного перерыва серию из трех внутривенных инъекций с перерывами между ними в 3 дня.

Во время первой инъекции вводилось 10 мг белка в мышцы обеих задних конечностей. Внутривенно вводилось по 5 мг белка за инъекцию. Сыворотку отбирали через 7 дней после последней инъекции, лиофильно высушивали и хранили так же, как антигенные белки. Для реакций иммуноэлектрофореза использовалась пыльца цветущих растений, которая растиралась в пропорции 20 мг пыльцы на 0.1 мл буфера. Полученный гомогенат сразу же использовался для иммуноэлектрофореза.

Если для сравнения брались очищенные белки, на электрофореграммах появлялось на 2—3 полосы больше и картина иммуноэлектрофоретического спектра была более четкой, чем при использовании гомогената. Но поскольку не было возможности собрать необходимое для препаративного выделения белков количество пыльцы со всех изучаемых видов, все сравнения проводились с гомогенатами, полученными указанным выше способом. Качество пыльцы контролировалось под микроскопом. Пыльца всех видов, а также садовых форм была нормально развита, с густым зернистым содержимым. Только в пыльце *Magnolia grandiflora* L. наблюдалось около 10% зерен меньшего размера.

Применяемая методика иммуноэлектрофореза описана нами ранее (Чупов, 1973).

Результаты и обсуждение

В табл. 1 приводится число дуг преципитации, возникающих в реакциях белков пыльцы сравниваемых видов с полученными антисыворотками. Отдельно отмечается число сильных, слабых и очень слабых дуг. В графах 5 и 9, относящихся к каждой из рассмотренных антисывороток, приведены общие оценки реакции в баллах (при оценке каждой сильной полосы в 10, слабой — в 5 и очень слабой — в 2 балла). В табл. 2 приводятся оценки интенсивности реакций для групп родства, полученные как средние для всех членов данной группы.

При рассмотрении данных табл. 1 видно, что при использовании для сравнительно-иммунологических исследований белков пыльцы хорошо выраженные реакции наблюдаются до таксонов ранга порядка и выше. Это значительно расширяет возможности сравнительно-иммунологического метода по сравнению с методиками, основанными на использовании белков семян.

История систематики сережкоцветных чрезвычайно сложна и запутана, и здесь мы не будем останавливаться на ней, а дадим только интерпретацию полученных нами результатов. Как видно из табл. 1, полученные

ТАБЛИЦА 1

Число полос и оценка (в баллах) гомологических и гетерологических реакций между полученными антисыворотками и белками пыльцы сравниваемых таксонов

Исследованные таксоны	Антисыворотка *Populus tremula* L.				Антисыворотка *Corylus avellana* L.			
	реакция				реакция			
	сильная	слабая	очень слабая	оценка в баллах	сильная	слабая	очень слабая	оценка в баллах
HAMMAMELIDAE								
Betulales								
Corylus avellana L.	1	2	1	22	4	2	0	50
Alnus incana (L.) Moench	2	0	2	24	2	4	0	40
Fagales								
Quercus robur L.	4	1	0	45	4	2	0	50
Juglandales								
Juglans regia L.	2	2	0	30	2	3	1	37
DILLENIIDAE								
Salicales								
Salix aurita L.	4	2	1	52	1	3	1	27
Populus tremula L.	5	3	0	65	0	3	0	15
Paeoniales								
Paeonia suffruticosa Andr.	2	1	1	27	1	2	0	20
Violales								
Viola cornuta L. Hybr. hort.	0	1	1	7		1	2	9
Azara microphylla Hook. f.	0	2	1	12	0	0	4	8
ROSIDAE								
Rosales								
Rubus odoratus L.	2	1	0	25	1	0	1	12
Grossulariales								
Philadelphus lemoinei Lemoine	1	3	1	27	0	1	3	11
Rutales								
Dictamnus caucasicus (Fisch. et Mey.) Fisch. ex Grossh.	2	0	0	20	1	1	0	15
MAGNOLIIDAE								
Magnoliales								
Magnolia grandiflora L.	0	0	2	4	0	2	0	10
Nymphaeales								
Nymphaea alba L.	0	3	1	17	0	2	1	12
Nelumbonales								
Nelumbo nucifera Gaertn.	0	0	3	6	0	0	2	4
Ranunculales								
Thalictrum simplex L.	1	1	0	15	0	1	1	7

ТАБЛИЦА 1 *(продолжение)*

Исследованные таксоны	Антисыворотка *Populus tremula* L.				Антисыворотка *Corylus avellana* L.			
	реакция				реакция			
	сильная	слабая	очень слабая	оценка в баллах	сильная	слабая	очень слабая	оценка в баллах
Papaverales								
Papaver orientale L.	0	2	1	12	0	1	2	9
ASTERIDAE								
Asterales								
Tanacetum vulgare L.	0	1	0	5	0	0	1	2
Rudbeckia bicolor Nutt.	0	0	4	8	0	0	2	4
LILIIDAE								
Liliales								
Lilium regale L.	0	3	0	15	0	1	1	7
Cyperales								
Carex acuta L.	0	0	0	0	0	0	2	4

антисыворотки хорошо ограничивают группы таксонов, наиболее близких к реперным видам. Антисыворотка против белков *Corylus avellana* сильнее всего реагирует с представителями семейств *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae* (оценочный балл от 50 до 37), очерчивая группу так называемых «истинных сережкоцветных». Из порядка *Rutales*, с которым иногда сближают *Juglandaceae* (Hallier, 1912; Gundersen, 1950; Dahlgren, 1975; Thorne, 1976), нами исследован род *Dictamnus*. Полученные нами данные не дают основания для отделения ореховых от остальных сережкоцветных и перенесения их в группу родства рутовых. Недавно Петерсен и Фейрбразерс (Petersen, Fairbrothers, 1978) также исследовали серологическим методом белки пыльцы родов *Juglans*, *Quercus* и *Rhus* (*Anacardiaceae*, *Rutales*) и пришли к выводам, аналогичным нашим.

Антисыворотка, полученная против белков пыльцы рода *Populus*, хорошо очерчивает границы порядка *Salicales*, но не дает оснований для сближения этой группы с *Violales*, которое часто обсуждается в литературе (Hallier, 1912; Гоби, 1916; Тахтаджян, 1966; Cronquist, 1968; Голышева, 1975; Miller, 1975).

Чрезвычайно важным и интересным вопросом филогении является вопрос о взаимоотношении группы «истинных сережкоцветных» и уже давно выделенного из нее порядка *Salicales*. Историю этого вопроса можно найти в работах Галлира (Hallier, 1912), Кузнецова (1936), Тахтаджяна (1966), Стерна (Stern, 1973), Торна (Thorne, 1974) и многих других авторов, занимающихся этими группами.

В настоящее время такие систематики, как Тахтаджян (1966), Кронквист (Cronquist, 1968), Торн (Thorne, 1976) и Далгрен (Dahlgren, 1975), придающие большое значение данным анатомии или химии, помещают эти группы в своих системах далеко друг от друга. Другие авторы, которые отдают предпочтение данным традиционной морфологии (Skottsberg, 1940; Novák, 1954; Benson, 1957; Soó, 1961; Melchior, 1964; Hutchinson, 1973), располагают их относительно близко друг к другу. Однако и среди приверженцев морфологического метода есть сторонники представления о значительной удаленности *Salicaceae* от порядков *Fagales*, *Betulales*, *Juglandales* (Hallier, 1912; Кузнецов, 1936; Буш, 1944; Гроссгейм, 1945).

Из полученных нами данных (табл. 1, 2) можно видеть, что родство этих групп между собой выражено сильнее, чем с какими-либо другими из рассматриваемых здесь семейств. Среди последних представлены и та-

ТАБЛИЦА 2

Усредненные данные оценок серологических реакций по группам родства

Группы родства	Антисыворотки	
	Populus tremula L.	*Corylus avellana* L.
Salicales	58	20
Amentiferae	30	44
Rosidae	24	13
Polycarpicae	10 (14) *	10
Violales	10	9
Asterales	7	3

* В скобках приведены данные без учета рода *Magnolia*.

кие предполагаемые родственники сережкоцветных и ивовых, как многоплодниковые и фиалковые. Вероятно, порядки *Juglandales—Fagales—Betulales*, с одной стороны, и *Salicales*, — с другой, являются представителями одной крупной филы и должны располагаться в одном или в близких надпорядках.

Заманчиво было бы проследить и более отдаленные связи группы сережкоцветных — ивовых. Так, реакции полученных антисывороток с представителями группы *Rosidae* (в смысле Тахтаджяна) кажутся несколько более сильными, чем с представителями группы *Magnoliidae*.

Однако оценка этих реакций уже близка к оценке реакций таких заведомо удаленных таксонов, какими являются *Nymphaea* и *Lilium*. Это говорит о том, что наше заключение о большей близости *Amentiferae* к *Rosidae*, чем к *Magnoliidae*, делается на пределе разрешающей способности метода и может быть ошибочным. Правда, мы должны отметить, что в реакциях наших антисывороток с белками пыльцы представителей *Rosidae* обнаруживаются полосы, оцениваемые нами как сильные, в то время как оценочный балл *Nymphaea* и *Lilium* складывается из слабых полос. Для получения более достоверных выводов следует увеличить число исследуемых семейств, ввести в работу очищенные белки, а также попытаться выявить и исследовать новые группы белков, легко доступных и малоспецифичных в отношении систематических групп высокого ранга.

В связи с предполагаемым отдаленным родством *Salicales* и *Rosidae* хотелось бы обратить внимание на одну особенность строения листьев ивовых. На черешках некоторых из них (*Salix babilonica* L., *S. pentandra* L.) на 2—3 мм ниже листовой пластинки формируются, особенно разрастаясь к осени, 1—2 пары листообразных пластинок длиной 2—3 и шириной 1—2 мм. Иногда на них образуется 1—2 зубчика, несущих железки, подобные железкам, развивающимся на зубцах листьев. (Признак этот плохо заметен в гербарии и наблюдать его надо на живом или специально фиксированном материале). Эта особенность дает основание предполагать, что предки ивовых могли иметь сложные перистые листья, столь характерные для некоторых *Rosidae* и *Juglandales*.

Следует обратить внимание на сравнительно высокую оценку реакции белков пыльцы рода *Paeonia* с группой сережкоцветных. Ранее на основе серологических исследований белков семян мы уже указывали на возможное родство пионов с группой *Hammamelidanae* (Чупов, 1975).

Пионы, являющиеся травянистыми или мелкокустарниковыми растениями, чаще всего сближают с лютиковыми, барбарисовыми или диллениевыми. Возможность родства их с магнолиевыми признают очень редко (Mitsuko, 1971). Если считать, что сережкоцветные по происхождению близки к магнолиевым, то родство пионов со всей этой группой выглядит мало убедительным. Если же окажется, что корни происхождения сережкоцветных следует искать вблизи *Rosidae*, то указанное нами родство рода *Paeonia* будет казаться более приемлемым.

В заключение автор выражает искреннюю благодарность всем сотрудникам группы биосистематики Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, и особенно Л. И. Вахтиной, Н. Д. Агаповой, Е. В. Благовещенской, Н. Г. Кутявиной, Н. С. Морозовой и В. С. Шнеер, за помощь, оказанную в сборе пыльцы и обсуждении результатов работы.

На основании нашей работы можно сделать следующие выводы.

1. Применение в сравнительно-иммунологических исследованиях белков пыльцы позволяет вести таксономические исследования в пределах таксонов рангом выше семейства.

2. Порядки *Fagales*, *Betulales*, *Juglandales* представляют собой близкородственную группу. Порядок *Juglandales* не может быть перенесен в одну группу родства с порядком *Rutales*.

3. Порядок *Salicales* родствен указанной выше группе порядков, занимая несколько обособленное положение. Его родство с *Violales* нашими данными не подтверждается.

4. Возможно, что рассмотренная группа порядков имеет большее родство с группой *Rosidae*, чем с *Magnoliidae*.

ЛИТЕРАТУРА

Б у ш Н. А. (1944). Курс систематики высших растений. — Г о б и Х. (1916). Обозрение системы растений. — Г о л ы ш е в а М. Д. (1975). Анатомия листьев *Idesia policarpa* Maxim. и других флакоуртиевых в связи с вопросом о родственных взаимоотношениях семейств *Salicaceae* и *Flacourtiaceae*. Бот. ж., 60, 6. — Г р о с с г е й м А. А. (1945). К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. Сов. бот., 13, 1. — К у з н е ц о в Н. И. (1936). Введение в систематику цветковых растений. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Ч у п о в В. С. (1973). Иммуноэлектрофоретические исследования в родах *Anemone* L., *Pulsatilla* Mill. и *Hepatica* Mill. Бот. ж., 58, 2. — Ч у п о в В. С. (1975). Исследование антисывороток к белкам рода *Paeonia* в реакциях с отдаленными таксонами. Тез. докл., представленных XII Международному ботаническому конгрессу, 1. — Ч у п о в В. С., Н. Г. К у т я в и н а. (1978). Сравнительные иммуноэлектрофоретические исследования белков семян лилейных. Бот. ж., 63, 4. — B e n s o n L. (1957). Plant classification. — C r o n q u i s t A. (1968). The evolution and classification of flowering plants. — D a h l g r e n R. (1975). A system of classification of the *Angiosperms* to be used to demonstrate the distribution of characters. Bot. Not. 128, 1. — G u n d e r s e n A. (1950). Families of *Dicotyledons*. — H a l l i e r H. (1912). L'origine et la système phyletique des *Angiosperms* exposes à l'aide de leur arbre genealogique. Arch. Neerl., ser. 2, B, 1, 2. — H i l l e b r a n d G. R., D. E. F a i r b r o t h e r s. (1970). Serological investigation of the systematic position of the *Caprifoliaceae*, I. Amer. J. Bot., 57, 7. — H u t c h i n s o n J. (1973). The families of flowering plants. — J e n s e n U. (1968). Serologische Beiträge zur systematik der *Ranunculaceae*. Bot. Jahrb., 88, 2 — J e n s e n U. (1974). The interpretation of comparative serological results. In Nobel symposia, (25). Med. a. Nat. Sci. Chem. in Bot. Class. — M e l c h i o r H. (1964). In A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 12 Aufl. — M i l l e r R. B. (1975). Systematic anatomie of the relationship of the *Flacourtiaceae*. J. Arnold Arboretum, 56, 1. — M i t s u c o S. (1971). Floral vacularisation of *Paeonia iaponica* with some consideration systematic position of the *Paeoniaceae*. Bot. Mag. Tokio, 84, 992. — M o r i t z O. (1966). Revealing systematical distribution of protein character by serological methods. Mechanism of mutation and inducing factors. Proceedings of a Symposium Held in Prague in August 9—11, 1965, Prague. — N o v á k F. A. (1954). System *Angiosperm*. Preslia, 26, 2. — P e t e r s e n R. L., D. E. F a i r b r o t h e r s. (1971). North American *Osmunda* species: A serologic and disc electrophoretic analysis of spore proteins. Amer. Midl. Naturalist, 85, 2. — P e t e r s e n F., D. E. F a i r b r o t h e r s. (1978). A serological investigation of selected amentiferous taxa. Serological Museum, 53. — S i m o n J. (1970). Comparative serology of the order *Nymphaeales*. 1. Preliminary survey on the relationships of *Nelumbo*. Aliso, 7, 2. — S k o t t s b e r g C. (1940). Växternas Liv., 5. — S o ó R. (1961). The present aspect of the evolutionary history of *Telomophyta*. Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 4, 2. — S t e r n W. L. (1973). Development of the amentiferous concept. Brittonia, 25, 4. — T e l - O r E., R. C a m m a k, O. D. H a l l. (1975). Immunological comparison of Ferrodoxin. FEBS Lett. 53, 2. — T h o r n e R. F. (1974). The «*Amentiferae*» or *Hammamelidaceae* as an artifical group: a summary statement. Brittonia, 25, 4. — T h o r n e R. F. (1976). A phylogenetic classification of the *Angiospermae*. Evolutionary Biology, 9, 1. — W a l l a c e D. G., D B o u l t e r. (1976). Immunological comparisons of hihger plant plastocyanins: phylogenetic implications. Phytochemistry, 15, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 IV 1978.

SUMMARY

With the help of antisera, obtained for the pollen albumens of *Populus tremula* L. and *Corylus avellana* L., were studied water extracts of pollen, taken from twenty two species of angiosperms. It is showed, that the considerable grade of immunological similarity of molecules is preserved in the pollen albumens, in the limits of taxa, of the rank higher than the family. This allows immunological investigations in taxa, higher than the family by rank. It is settled, that the orders *Fagales*, *Betulales*, *Juglandales* form the closely related group. The order *Juglandales* can't belong to the affinity group of the order *Rutales*. The order *Salicales* is related to the indicated above group of orders, having inside it, however, isolated position. Its affinity with the order *Violales* doesn't confirm with our data. It is possible that all the regarded orders have closer affinity with the group *Rosidae*, than with *Magnoliidae*.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) 578.67+621.796 : 581.45 : 612.015.4 : 001.2

Д. И. Сапожников, Т. Г. Маслова, О. Ф. Попова, И. А. Попова, О. Я. Королева

МЕТОД ФИКСАЦИИ И ХРАНЕНИЯ ЛИСТЬЕВ ДЛЯ КОЛИЧЕСТВЕННОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПИГМЕНТОВ ПЛАСТИД

D. I. SAPOZHNIKOV, T. G. MASLOVA, O. F. POPOVA, I. A. POPOVA, O. Ya. KOROLEVA. THE METHOD OF FIXATION AND KEEPING LEAVES FOR QUANTITATIVE ESTIMATION OF PLASTIDIA PIGMENTS

Проведено изучение возможности фиксации и дальнейшего сохранения растительного материала с целью определения в нем всех пластидных пигментов — хлорофиллов и каротиноидов. Работа выполнена на трех видах растений: кукурузе *Zea mays* L., традесканции *Tradescantia fluminensis* Vell и одуванчике *Taraxacum officinale* Weber.

Количество хлорофиллов и каротиноидов в зафиксированном листовом материале сохранялось до двух-трех месяцев. Однако сроки сохранности были неодинаковыми для разных растений и зависели от условий хранения. Предпочтительным было хранение при низких температурах. Предложенный метод является простым и доступным не только в лабораторных, но и в полевых условиях при проведении эколого-физиологических исследований.

Выделенные из растений пластидные пигменты в обычных условиях чрезвычайно неустойчивы и быстро разрушаются. В связи с этим крайне необходима разработка методов фиксации и хранения растительного материала.

В литературе описано несколько способов фиксации растительного материала — обработка высокой и низкой температурой, обезвоживание растительных тканей и др. (Бажанова и др., 1964). Одни из них весьма просты и могут быть использованы в любых условиях, вплоть до полевой лаборатории, а некоторые требуют очень сложной аппаратуры и могут быть выполнены лишь в хорошо оборудованной лаборатории. Выбор того или иного способа фиксации зависит от задачи, которая стоит перед исследователем, и от условий, в которых проводится работа.

В работе З. Шестака (Šesták, 1959) дан обзор существующих способов хранения листового материала с целью определения в нем содержания хлорофиллов. Из всех рассмотренных способов наиболее пригодными оказались методы хранения материала при отрицательной температуре. Однако такой способ хранения не всегда возможен, например в полевых условиях. Автором был разработан простой и эффективный способ фиксации и хранения материала для последующего определения содержания хлорофиллов. Что касается каротиноидов, то в цитируемой работе приведены лишь ориентировочные данные, основанные только на качественных наблюдениях.

Следует отметить, что способов фиксации и хранения растительного материала для последующего определения содержания каротиноидов в литературе нет. Поэтому мы поставили перед собой задачу разработать методику фиксации и хранения растительного материала для последующего количественного определения всех пластидных пигментов — и хлорофиллов, и каротиноидов. За основу был взят упомянутый выше метод Шестака.

Методика

Работа была проведена на листьях трех видов растений — кукурузы *Zea mays* L., одуванчика *Taraxacum officinale* Weber и традесканции *Tradescantia fluminensis* Vell. В работе применялись два способа фиксации и хранения растительного материала.

Первый способ. Из листьев растений высекали диски диаметром 1 см. Диски тщательно перемешивали, и хорошо усредненные пробы (величина навески составляла 300—500 мг) помещали в небольшие пробирки объемом 10 мл. В пробирки добавлялась щепотка $MgCO_3$. Часть растительного материала была зафиксирована при добавлении $CaCO_3$ — реагента, который обычно используется в работе с пигментами. Затем растительный материал заливали ацетоном. При этом важно было следить, чтобы высечки листьев были полностью погружены в растворитель. Однако не следует наливать много ацетона во избежание получения в дальнейшем слишком разбавленных вытяжек. Пробирки с высечками нагревали на водяной бане до закипания ацетона и быстро закрывали корковыми пробками, которые тотчас парафинировали. После этого пробирки с пробами помещали для охлаждения в холодную воду.

Второй способ. Из растительного материала приготавливали ацетоновые вытяжки. Для этого листья растирали с добавлением безводного сернокислого натрия, двууглекислого натрия и стеклянного песка. После фильтрации через стеклянный фильтр вытяжки помещали в пробирки с предварительно оттянутым концом и запаивали.

Пробы после фиксации обоими способами хранили в темноте в различных температурных условиях — либо в холодильнике, либо при комнатной температуре в течение различных сроков: от 18 до 110 дней.

Далее проводили анализ пигментов. Были проанализированы сумма хлорофиллов а и б и следующие каротиноиды: каротин, виолаксантин, лютеин, неоксантин, зеаксантин. Содержание хлорофиллов определялось непосредственно в ацетоновой вытяжке, а каротиноидов — после хроматографического разделения методом тонкослойной хроматографии (Корнюшенко, Сапожников, 1969).

Результаты и обсуждение

Прежде всего был изучен вопрос о том, не меняет ли сама примененная фиксация горячим ацетоном содержания пигментов. С этой целью количества пигментов были определены в листьях до и сразу же после фиксации. Этот раздел работы был выполнен на листьях традесканции и кукурузы. Данные представлены в табл. 1, из которой видно, что использованный метод фиксации не изменяет исходного содержания пигментов как в листьях кукурузы, так и в листьях традесканции, которые имеют более кислый клеточный сок. Различий в содержании пигментов при фиксации с $CaCO_3$ и $MgCO_3$ также не обнаружено.

Следующим этапом работы была проверка возможности хранения зафиксированного указанным выше способом растительного материала в течение различных сроков. Хранение проб из листьев традесканции проводилось как с $MgCO_3$, так и с $CaCO_3$. Пробы листьев традесканции были взяты в два срока. Одни пробы анализировали через 18 и 48 дней хранения, другие — через 90 дней. Полученные данные представлены в таблицах 2 и 3.

В табл. 2 приведены данные по содержанию пигментов при хранении листьев после фиксации их с $MgCO_3$. Видно, что содержание хлорофилла несколько уменьшилось при хранении проб в условиях комнатной температуры уже через 48 дней, а при хранении в холодильнике — через 90 дней. Содержание различных каротиноидов изменялось неодинаково. Так,

ТАБЛИЦА 1

Влияние фиксации листьев горячим ацетоном на содержание пигментов

Объект	Варианты	Содержание пигментов, мкг/мг сырого веса						
		хлорофиллы а + б	каротин	виолаксантин	лютеин	неоксантин	зеаксантин	сумма каротиноидов
Традесканция	До фиксации	1.86±0.01	0.071±0.004	0.025±0.002	0.110±0.010	0.047±0.004	0.027±0.001	0.280±0.007
	Фиксация с $MgCO_3$	1.90±0.01	0.071±0.003	0.029±0.002	0.113±0.007	0.050±0.002	0.025±0.001	0.288±0.016
	До фиксации	1.99±0.18	0.071±0.004	0.028±0.001	0.109±0.002	0.047±0.006	0.026±0.002	0.282±0.012
	Фиксация с $CaCO_3$	1.91±0.01	0.068±0.003	0.027±0.003	0.114±0.004	0.046±0.003	0.023±0.002	0.278±0.010
Кукуруза	До фиксации	3.42±0.02	0.152±0.005	0.068±0.004	0.233±0.009	0.069±0.004	0.045±0.001	0.567±0.040
	Фиксация с $MgCO_3$	3.66±0.06	0.159±0.001	0.070±0.000	0.234±0.004	0.072±0.001	0.046±0.004	0.581±0.003

ТАБЛИЦА 2

Влияние температурных условий и сроков хранения на содержание пигментов в листьях традесканции после их фиксации с $MgCO_3$

Условия хранения	Сроки хранения, дни	Содержание пигментов, мкг/мг сырого веса						
		хлорофиллы а + б	каротин	виолаксантин	лютеин	неоксантин	зеаксантин	сумма каротиноидов
Холодильник	0	1.87±0.06	0.072±0.003	0.028±0.003	0.104±0.006	0.047±0.009	0.025±0.001	0.276±0.008
	18	1.96±0.00	0.071±0.001	0.027±0.002	0.109±0.003	0.046±0.002	0.019±0.00	0.273±0.005
	48	1.86±0.01	0.062±0.004	0.029±0.001	0.102±0.001	0.045±0.002	0.022±0.011	0.261±0.004
	0	1.10±0.01	0.022±0.002	0.014±0.002	0.049±0.002	0.024±0.001	0.010±0.001	0.119±0.009
	90	1.91±0.02	0.021±0.002	0.009±0.001	0.043±0.001	0.022±0.001	0.008±0.001	0.103±0.010
Комнатная температура	0	1.87±0.06	0.072±0.003	0.028±0.003	0.104±0.060	0.047±0.009	0.025±0.001	0.276±0.008
	18	1.99±0.00	0.071±0.001	0.030±0.004	0.113±0.006	0.047±0.003	0.020±0.001	0.280±0.013
	48	1.66±0.06	0.072±0.004	0.020±0.001	0.112	0.050±0.001	0.027±0.005	0.281±0.012
	0	1.10±0.01	0.022±0.002	0.014±0.002	0.049±0.002	0.024±0.001	0.010±0.001	0.119±0.009
	90	0.81±0.04	0.024±0.002	0.009±0.001	0.048±0.003	0.021±0.001	0.011	0.113±0.005

количества каротина, лютеина, зеаксантина и неоксантина оставались без изменений при всех сроках и условиях хранения.

Виолаксантин оказался наименее устойчивым ксантофиллом. Содержание его не изменялось лишь при хранении в холодильнике в течение 48 дней. При этом же сроке хранения в условиях комнатной температуры количество этого пигмента снизилось примерно на треть. Еще более сильное разрушение виолаксантина происходило при увеличении срока хранения (90 дней). Следует отметить, что оно было выражено в одинаковой степени как при хранении проб листьев в холодильнике, так и при комнатной температуре.

В табл. 3 приведены данные по содержанию пигментов при хранении листьев после фиксации их с $CaCO_3$. За 48 дней хранения количество хлорофилла не изменилось в пробах, находившихся в холодильнике и хранившихся при комнатной температуре. Через 90 дней хранения в холодильнике уменьшение хлорофилла было незначительным, тогда как при комнатной температуре это уменьшение составляло треть от исходного количества.

Количества каротина, лютеина и зеаксантина остались на исходном уровне при разных сроках и условиях хранения. Таким образом, для этих каротиноидов не наблюдалось различий при хранении листьев с $MgCO_3$ и $CaCO_3$. Следует отметить, что в пробах с $CaCO_3$ частичному разрушению подвергся неоксантин. Так, при хранении в холодильнике за 90 дней он разрушился почти на треть, а при комнатной температуре — больше, чем наполовину. Наименее устойчивым оказался виолаксантин. Содержание его осталось неизменным только после 48 дней хранения листьев в холодильнике. За это время при комнатной температуре он разрушился наполовину. За 90 дней при всех условиях хранения он разрушился практически полностью.

Таким образом, оказалось, что фиксация и хранение листьев традесканции с $MgCO_3$ являются более благоприятными, чем с $CaCO_3$, поэтому в дальнейшей работе был использован способ фиксации и хранения с $MgCO_3$. В качестве объектов были взяты одуванчик и кукуруза как растения с близким к нейтральному клеточным соком. В табл. 4 представлены данные по содержанию пигментов в листьях одуванчика. При хранении проб в холодильнике даже в течение 110 дней содержание всех пигментов, за исключением виолаксантина, оставалось постоянным. Количество последнего несколько уменьшилось. Существенно иная картина наблюдалась при хранении проб в условиях комнатной температуры: содержание хлорофилла, каротина и виолаксантина снизилось уже после 65 дней хранения. При более длительном хранении (110 дней) уменьшилось и содержание лютеина. Наиболее устойчивыми оказались неоксантин и зеаксантин, содержание которых не изменилось даже при столь длительном сроке хранения.

В табл. 5 представлены данные по содержанию пигментов в листьях проростков кукурузы.

При трехмесячном хранении зафиксированных листьев кукурузы не происходило существенных изменений в содержании ни хлорофиллов, ни каротиноидов. Хранение при комнатной температуре дало такие же результаты, как и хранение в холодильнике.

Как было указано выше, в нашей работе исследовался и второй способ фиксации растительного материала. Из листьев готовились ацетоновые вытяжки, которые хранились в герметически запаянных пробирках.

Опыты проводили на листьях кукурузы. Полученные данные представлены в табл. 6. Из таблицы видно, что в ацетоновых вытяжках все пигменты полностью сохраняются в течение 3 месяцев. Следует отметить, что различий в содержании пигментов при хранении вытяжек на холоду и при комнатной температуре не наблюдалось.

Таким образом, наши опыты показали, что пигменты листьев кукурузы могут сохраняться в течение трех месяцев как в зафиксированных листьях, так и в ацетоновых вытяжках.

ТАБЛИЦА 3

Влияние температурных условий и сроков хранения на содержание пигментов в листьях традесканции после их фиксации с $CaCO_3$

Условия хранения	Сроки хранения, дни	Содержание пигментов, мкг/мг сырого веса						
		хлорофиллы а + б	каротин	виолаксантин	лютеин	неоксантин	зеаксантин	сумма каротиноидов
Холодильник	0	1.87±0.01	0.064±0.001	0.025±0.002	0.109±0.005	0.041±0.004	0.023±0.002	0.262±0.009
	18	1.81±0.00	0.063±0.005	0.018±0.005	0.101±0.005	0.040±0.002	0.023±0.003	0.245±0.001
	48	1.94±0.07	0.067±0.006	0.024±0.001	0.115±0.002	0.044±0.003	0.021	0.271±0.006
	0	0.88±0.03	0.023±0.002	0.013±0.006	0.045±0.004	0.023±0.002	0.011±0.001	0.115±0.004
	90	0.82±0.04	0.021±0.005	следы	0.037±0.002	0.016±0.004	0.011±0.004	0.085±0.004
Комнатная температура	0	1.87±0.01	0.064±0.001	0.025±0.002	0.109±0.005	0.041±0.004	0.023±0.002	0.262±0.009
	18	—	0.056±0.006	0.017±0.003	—	0.032±0.002	0.021±0.002	—
	48	1.80±0.11	0.063±0.002	0.012±0.002	0.101±0.001	0.040±0.001	0.026	0.242±0.003
	0	0.88±0.03	0.023±0.002	0.013±0.006	0.045±0.004	0.023±0.002	0.011±0.004	0.085±0.005
	90	0.61±0.02	0.022±0.003	следы	0.044±0.001	0.010±0.001	0.010±0.001	0.076±0.002

ТАБЛИЦА 4

Влияние температурных условий и сроков хранения на содержание пигментов в листьях одуванчика

Условия хранения	Сроки хранения, дни	Содержание пигментов, мкг/мг сырого веса						
		хлорофиллы а + б	каротин	виолаксантин	лютеин	неоксантин	зеаксантин	сумма каротиноидов
Холодильник	0	2.64±0.09	0.115±0.004	0.075±0.001	0.165±0.005	0.055±0.004	0.020±0.001	0.430±0.014
	65	2.47±0.02	0.100±0.003	0.069±0.008	0.160±0.001	0.052±0.001	0.022±0.001	0.403±0.010
	110	2.42±0.01	0.105±0.005	0.063±0.001	0.169±0.010	0.053±0.002	0.023±0.001	0.413±0.015
Комнатная температура	65	1.96±0.01	0.092±0.012	0.052±0.003	0.162±0.007	0.055±0.007	0.020±0.001	0.381±0.020
	110	1.59±0.06	0.092±0.001	0.049±0.003	0.126±0.002	0.050±0.001	0.023±0.001	0.340±0.008

ТАБЛИЦА 5

Изменение содержания пигментов в листьях проростков кукурузы в зависимости от температурных условий и сроков хранения

Условия хранения	Сроки хранения, дни	Содержание пигментов, мкг/мг сырого веса						
		хлорофиллы а + б	каротин	виолаксантин	лютеин	неоксантин	зеаксантин	сумма каротиноидов
Холодильник	0	3.57±0.19	0.149±0.008	0.060±0.003	0.197±0.009	0.067±0.000	0.032±0.006	0.499±0.017
	18	3.72±0.02	0.141±0.015	0.070±0.002	0.209±0.007	0.061±0.001	—	—
	49	3.56±0.03	0.150±0.002	0.064±0.003	0.214±0.000	0.065±0.000	0.025±0.001	0.518±0.001
	94	3.34±0.02	0.138±0.009	0.060±0.002	0.189±0.002	—	0.033±0.002	—
Комнатная температура	18	3.94±0.05	0.159±0.001	0.066±0.003	0.221±0.001	0.060±0.004	0.025±0.001	0.531±0.007
	49	3.40±0.06	0.140±0.009	0.057±0.003	0.213±0.008	0.061±0.004	0.033±0.001	0.505±0.025
	94	3.39±0.01	0.143±0.001	0.057±0.001	0.194±0.005	0.066±0.002	0.032±0.001	0.492±0.007

ТАБЛИЦА 6

Влияние температурных условий и сроков хранения на содержание пигментов в ацетоновых вытяжках из листьев кукурузы

Условия хранения	Сроки хранения, дни	Содержание пигментов, мкг/мл						
		хлорофиллы а + б	каротин	виолаксантин	лютеин	неоксантин	зеаксантин	сумма каротиноидов
Холодильник	0	197	8.44±0.02	3.98±0.04	12.22±0.10	3.88	2.30±0.15	30.82±0.04
	10	—	8.24±0.19	4.39±0.11	13.40±0.09	3.92	2.43±0.18	32.38±0.20
	40	202	8.05±0.23	—	12.33±0.14	—	—	—
	52	—	8.29±0.22	4.17±0.41	12.40±0.17	3.71±0.19	2.32±0.30	30.90±0.01
	95	196	8.70±0.40	3.70±0.40	12.70±0.40	3.75±0.07	2.51±0.33	31.36±0.40
Комнатная температура	40	205	7.80±0.20	—	12.03±0.30	—	—	—
	52	205	7.55±0.33	3.61±0.08	12.30±0.60	3.80±0.11	2.41±0.44	29.70±0.06
	95	192	7.94±0.22	3.96	11.80±0.70	3.90±0.24	2.25±0.03	29.85±0.09

Заключение

В настоящей работе на основе метода Шестака (Šesták, 1959) было проведено изучение возможности фиксации и дальнейшего сохранения растительного материала с целью последующего определения в нем пластидных пигментов.

Опыты показали, что после фиксации листьев горячим ацетоном в присутствии $MgCO_3$ и $CaCO_3$ содержание каротиноидов и хлорофилла не изменяется. Оказалось, что пигменты в зафиксированном листовом материале могут сохраняться длительное время (2—3 месяца). Однако сроки хранения для различных объектов были неодинаковы и зависели от условий хранения. Наиболее устойчивыми оказались пигменты в проростках кукурузы, а также в вытяжках из них. Содержание пигментов оставалось постоянным в течение трех месяцев как при хранении растительного материала в холодильнике, так и при комнатной температуре. Пигменты листьев традесканции оказались менее устойчивыми к хранению. По-видимому, этот результат связан с низким pH клеточного сока этих листьев, что согласуется с данными Шестака, полученными для хлорофиллов на других видах растений.

На основании проделанной работы можно также прийти к заключению, что степень устойчивости различных каротиноидов при хранении неодинакова. Вероятно, это связано со степенью их окисленности. Наименее устойчивым оказался виолаксантин, содержащий две эпоксидные группы, наиболее — зеаксантин. Следует отметить, что предпочтительными условиями сохранности пигментов является хранение их на холоду.

Описанный метод фиксации и хранения листового материала с целью определения в нем пигментов является простым и доступным не только в лабораторных условиях, но и в полевых — при проведении эколого-физиологических исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Бажанова Н. В., Т. Г. Маслова, И. А. Попова, О. Ф. Попова, Д. И. Сапожников, З. М. Эйдельман. (1964). Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. — Корнюшенко Г. А., Д. И. Сапожников. (1969). Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии. В кн.: Методы комплексности изучения фотосинтеза: 181. Л. — Šesták Z. (1959). A method of storage of leaf samples for chlorophyll analysis. Biologia plantarum, 1 (4), 287.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 III 1978.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.26

Н. И. Караева

НОВЫЙ РОД ИЗ СЕМЕЙСТВА NAVICULACEAE WEST

N. I. KARAYEVA. NEW GENUS OF THE FAMILY *NAVICULACEAE* WEST

Показан сборный характер рода *Navicula* Bory, отмечена необходимость его деления. Группа видов, имеющих на створке боковые поля, выделена в самостоятельный род *Lyrella* nov. gen.

Анализ рода *Navicula* Bory (Караева, 1971а, б) позволяет рассматривать его как полифилетичный, включающий монолитные родственные группы, заметно обособленные по морфологии, отношению к солености воды, времени возникновения и заслуживающие выделения в самостоятельные крупные таксономические единицы. Одним из доказательств сборного характера рода является наличие в нем представителей, имеющих шов двух типов (Караева, 1975а). Соответственно этому род предварительно можно разделить на две части. Первая включает виды с каналовидным швом, лишенным пор; эту группу видов мы предлагаем выделить в самостоятельный новый род, новое семейство и подпорядок (Караева, 1978); вторая — включает виды с простым щелевидным швом. Эти виды мы и рассматриваем в настоящей статье. По наличию щелевидного шва на каждой створке панциря они несомненно принадлежат к подпорядку *Diraphineae*, сем. *Naviculaceae* West, подсем. *Naviculoideae*. Однако по другим признакам эта группа видов неоднородна.

Известно, что толкование объема рода *Navicula* и соответственно его классификация претерпели неоднократные изменения (Караева, 1971а). История исследования рода свидетельствует о значительных трудностях, связанных с большим объемом рода и большим количеством мелких видов с плохо различимыми в световом микроскопе створками. В определенной степени разрешить эти трудности помогла электронная микроскопия.

Первый шаг в направлении сокращения объема рода *Navicula* был сделан Р. Симонсеном (Simonsen, 1974), выделившим в самостоятельный род *Haslea* Simons. группу видов, ранее объединяемых в секцию *Fusiformes* Cl.

В оставшихся секциях рода прежде всего стоят особняком так называемые «лиратные» виды. Позиция диатомистов в отношении последних заключалась в дробном или цельном их принятии. Известно, что первоначально лиратные виды были отнесены к двум секциям — *Hennedyeae* и *Lyreae* (Van Heurck, 1885), отличающимся, по мнению Х. Ван Херка, по форме и ширине боковых полей. В противоположность ему П. Клеве (Cleve, 1894—1895) объединил эти две группы в одну секцию *Lyratae* Cl., дав ей наиболее полное описание. Вне этой секции он оставил два вида, у которых боковые поля отделены от осевого лишь одним рядом точек, выделив их в секцию *Nicobaricae* Cl. Позицию Клеве в отношении лиратных диатомей полностью принимали Г. и М. Перагалло (H. Peragallo, M. Peragallo, 1897—1908) и большинство других исследователей, хотя некоторые из них рассматривали секции рода *Navicula* на уровне подрода (Frenguelli, 1945).

Из современных диатомистов лишь Р. Патрик считала необходимым дробление круга диатомей с лиратным типом строения и относила их

разные группы даже к разным подродам. Первоначально она выделила из этого круга форм следующие подроды: *Hennedyea* (V. H.) Patr., *Lyra* (V. H.) Patr., *Auricula* Patr. (Patrick, 1959). Позднее первые два подрода ею были объединены, вследствии чего был восстановлен уже описанный ранее Френгелли подрод *Lyraneis* Freng. (Frenguelli, 1923). Это отражено в капитальной написанной совместно с Ч. Реймером сводке по диатомеям США (Patrick, Reimer, 1966). По нашему мнению, подрод *Auricula* выделен Патрик (1959) без достаточных на то оснований. Его главным признаком, как следует из описания, является один ряд точек, отделяющий осевое поле от боковых (иногда только по одну сторону от каждой ветви шва), т. е. то, что характерно для первой, по Ф. Хустедту, группы секции *Lyratae* Cl.

Хустедт (Hustedt, 1961—1966) в эту секцию включал абсолютно все виды, имеющие боковые поля. Для удобства идентификации 99 видов, объединенных Хустедтом в этой секции, отнесены к 8 группам. Из них четыре группы (с 3 по 6) включают виды с традиционным лиратным типом строения створки, тогда как первые две имеют небольшие отклонения от него. Первая группа по существу совпадает с секцией *Nicobaricae* Cl., объем которой значительно расширен в основном за счет видов, описанных Хустедтом и другими современными диатомистами. Некоторые виды этой секции проявляют большое сходство с видами рода *Diploneis* Ehr. и нуждаются, по нашему мнению, в дополнительном исследовании. Вторая группа отличается от типичного лиратного строения тем, что центральное поле не соединяется (или почти не соединяется) с боковыми полями. В этой группе имеются виды, у которых указанное отличие выражено нечетко — у одних экземпляров вида соединение боковых полей с центральным намечается (иногда только с одной стороны), у других отсутствует.

В отношении круга форм *Navicula hennedyi* W. Sm. и *N. lyra* Ehr. необходимо отметить, что независимо от того, какой таксономический ранг придавали диатомисты этим двум группам видов, их объединение является единственно правильным вариантом, так как форма и особенно ширина боковых полей не представляют собой признаков, которым следовало бы придавать столь большое значение. В самом деле ширина боковых полей в диагнозах Хустедта для *N. hennedyi* W. Sm. f. *hennedyi* указывается как $^1/_2$—$^1/_3$ ширины створки, тогда как для вида *N. lyra* Ehr. она составляет $^1/_3$—$^1/_4$; таким образом, разница в ширине не столь велика.

В целом обзор диатомей, имеющих лиратную структуру створки, показывает, что эта группа довольно монолитна и хорошо очерчена, виды, отклоняющиеся от типичного плана строения, единичны. Форма створки видов с лиратной структурой мало изменяется (от широколанцетной до эллиптической). Линейные створки или створки с длинными острыми концами, довольно распространенные в остальных секциях рода *Navicula*, у них никогда не встречаются. Структура створки не отличается особым разнообразием, кроме того, эта группа имеет четкую морфологическую особенность, присущую всем видам без исключения, — боковые поля. Боковые поля имеют пониженный рельеф (Караева, 1975б), тогда как у остальных представителей рода *Navicula* рельеф створки ровный (см. также реконструкцию Куросава в работе Хельмке и др. — Helmcke et al., 1964).

Почти ни одна группа рода *Navicula* не имеет столь общего и постоянного для всех ее видов морфологического признака. Есть еще несколько важных моментов, указывающих на монолитность и естественность группы. Именно к ней относятся первые наиболее древние виды рода *Navicula*: *N. nebulosa* Greg. и *N. praetexta* Ehr. (Pantocsek, 1886—1892; Witt, 1886), створки которых найдены в отложениях нижнесызранского подъяруса палеоцена Ульяновской обл. Позднее в эоцене представители группы не только сравнительно более обильны (Grove, Sturt, 1886—1887; Успеньска, 1935; Глезер, Шешукова-Порецкая, 1968, 1969; Lohman, Andrews, 1968; Schrader, 1969), но и наиболее многочисленны на фоне других одиночных видов, относящихся к иным группам и секциям рода *Navicula*.

Виды секции *Lyratae* Cl. в подавляющем большинстве относятся к полигалобам; они широко распространены в основном в полносоленых морях. В морях с пониженной соленостью число видов резко падает. Так, только в двух образцах из залива Бофорта (атлантическое побережье США) Хустедт (Hustedt, 1955) обнаружил 20 видов этой группы, в Средиземноморье их 48, в Черном море — 7, а в Каспийском — только 4 вида. В континентальных солоноватоводных водоемах эти диатомеи встречаются в виде исключения, как наиболее обычную можно отметить только *Navicula pygmaea* Kütz. и значительно реже — *N. forcipata* Greg., *N. abrupta* Donk. Отличительной чертой секции *Lyratae* Cl. также является преобладание в ней тропических элементов — из 99 видов, описанных Хустедтом (1961—1966), 23 обитают только в тропических морях или преобладают в них. Все эти особенности, по нашему мнению, свидетельствуют об определенном единстве группы и о возможности выделения ее в новый род.

Приведем описание рода, составленное соответственно правилам «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (1974).

Lyrella (Cl.) Karajeva gen. nov. — *Navicula lyreae* et *Navicula hennedyeae* Van Heurck, Syn. (1885): 92, 93.— *Navicula lyratae* Cleve (1894—1895), Syn., II : 52. — *Navicula nicobaricae* Cl. l. c., I : 74. — *Navicula* subgenus *lyraneis* Freng., Bol. Acad. Nac. Cienc. Cordoba (1923), 27 : 54. — *Navicula* subgen. *Auricula* Patrick, Not. Nat. Acad. Sci. Philadelph., 324 (1959) : 3. — *Navicula* subgen. *Hennedyea* (V. H.) Patr., l. c. : 6. — *Navicula* subgen. *Lyra* (V. H.) Patr., l. c. : 7.

Cellulae solitariae. Valvae ab late lanceolatis ad ellipticas. Striae radiales, punctatae, areis lateralibus interruptae. Structura areae laterales varia, interdum indistincta. Areae laterales immersae. Area centrali cum areae laterales figuram lyratam efformant. Raphe rimiformis, directa, fissuris terminalibus in eandem partem flexis.

Typus: **Lyrella lyra (Ehr.) Kar. comb. nov.** — *Navicula lyra* Ehrenberg (1841 : 419, tab. 1, I, fig. 9a, 1843).

A genere *Navicula* Bory areis lateralibus differt.

Клетки одиночные. Септы имеются в виде исключения лишь у одного вида. Хлоропласты в виде двух пластинок, часто с изрезанными краями, очень редки более сложные — например, лировидной формы. Створки с неровным рельефом, более или менее понижающимся в области боковых полей, вдавленных внутрь панциря, иногда со вздутыми концами.

Форма створки от широколанцетной до эллиптической, с широко закругленными или более или менее клювовидно оттянутыми концами. Редко створки на середине сужены. Поперечные штрихи на середине каждой половины створки прерываются продольными более или менее широкими боковыми полями, разделяющими их на штрихи краевой зоны и осевые штрихи (последний термин предложен Р. Россом — Ross, 1972). Осевые штрихи короткие, образуют сравнительно узкие продольные полосы, располагающиеся по обе стороны осевого поля и обычно прерванные у центрального поля. Благодаря этому боковые и центральное поля чаще всего сливаются, образуя лировидную фигуру. Боковые поля иногда на середине сужены, в некоторых случаях концы их могут сливаться с полярными полями.

Штрихи обычно радиальные, пунктирные, редко в краевой зоне переходят в сдвоенные ряды точек, иногда располагаются в трех взаимно пересекающихся рядах. Осевые штрихи у концов створки обычно переходят в параллельные или конвергентные, иногда заметно укорачиваются к центральному полю. Структура боковых полей разнообразна и отличается от таковой остальной части створки, часто неясно выражена или отсутствует. Осевое поле линейное, иногда расширяется к центральному или к середине каждой ветви шва. Центральное поле несколько поперек расширенное, чрезвычайно редко отделено от боковых полей продолжениями осевых штрихов. Шов щелевидный, прямой, полярные щели шва хорошо раз-

виты, загнуты в одну сторону, лишь у единичных видов полярные щели отогнуты в противоположные стороны.

Тип рода: **Lyrella lyra (Ehr.) comb. nov.** — *Navicula lyra* Ehrenberg (1841 : 419, tab. 1, 1, fig. 9a, 1843).

Близок к роду *Navicula*, особенно к видам секции *Punctatae* Cl., отличается наличием боковых полей, соединяющихся со средним полем в лировидную фигуру, рельефом створки, мало изменяющейся в пределах рода формой створки, отсутствием многочисленных вставочных ободков и отсутствием колоний, характерных для некоторых представителей рода *Navicula*.

Морской бентосный род, единичные виды в солоноватых водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

Глезер З. И., В. С. Шешукова-Порецкая. (1968). Позднеэоценовые диатомовые, золотистые и перидиниевые водоросли и эбриидеи северо-восточной окраины Украинского кристаллического массива. Палеонтол. сб., 5, 1. — **Глезер З. И., В. С. Шешукова-Порецкая.** (1969). К истории формирования позднеэоценовой морской диатомовой флоры Украины. Вестн. Ленингр. унив., 9, сер. биол., 2. — **Караева Н. И.** (1971а). О классификации рода *Navicula* Bory. Нов. сист. низш. раст., 8. — **Караева Н. И.** (1971б). Диатомовые водоросли рода *Navicula* Bory в палеогене и неогене СССР. Бот. ж., 56, 7. — **Караева Н. И.** (1975а). Шов диатомовых водорослей в сканирующем электронном микроскопе. Тез. докл., представленных XII МБК, 3—10 июля, 1. — **Караева Н. И.** (1975б). Исследование диатомей Каспийского моря в сканирующем электронном микроскопе. I. Роды *Diatoma* D. C., *Diploneis* Ehr., *Navicula* Bory. Бот. ж., 60, 5. — **Караева Н. И.** (1978). Новый подпорядок диатомовых водорослей. Тез. докл. 6 делегатского съезда ВБО. Кишинев. — **Международный** кодекс ботанической номенклатуры, принятый одиннадцатым международным ботаническим конгрессом. Сиэтл, август 1969. (1974). — **Успеньска Ю. М.** (1935). Копальні діатомові водорості Харківского поверху околиць м. Харкова. зап. науково-дослід. інст. геол. Харківск. унів., 5, 1. — **Cleve P. T.** (1894—1895). Synopsis of the naviculoid diatoms. I—II. Bih. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl., I—Bd., 26, 2, 1894; II—Bd. 27, 3, 1895. — **Ehrenberg C. G.** (1841, 1843). Verbreitung und Einfluss des mikroskopischen Lebens in Sud und Nord Amerika. Abh. köngl. Akad. Wiss. Berlin. — **Frenguelli J.** (1923). Contributiones para la Sinopsis de la Diatomeas Argentinas. Diatomeas del rio Primero en la cuenca de Cordoba. Bol. Acad. Nac. Cienc. Cordoba, 18. — **Frenguelli J.** (1945). Las Diatomeas del Platense. Revista del Museo de la Plata, n. s., t. 3, secc. Paleontol. — **Grove E., C. Sturt.** (1886—1887). On a fossil diatomaceous deposit from Oamaru, Otago, New Zealand. P. I.—IV. J. Quek. Microsc. Cl., 1886, II, 16; 1887, III, 17—19. — **Helmcke J.-G., W. Krieger, J. Gerloff.** (1964). Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen bild. — **Hustedt F.** (1955). Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina. Duke Univ. marine Stat. Bull., 6. — **Hustedt F.** (1961—1966). Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Lief, 1—4. In Rabenhorst's Krypt. Flora. Bd. VII, Teil I—III. — **Lohman K., Y. W. Andrews.** (1968). Late eocene nonmarine diatoms from the Beaver divide area, Fremont County, Wyoming. Contrib. Paleontology. Geol. survey profess. paper, 593. — **Pantocsek J.** (1886—1892). Beiträge zur kenntniss der fossilen Bacillarien Ungarns. I—III. Berlin—Pozsony. — **Patrick R.** (1959). New subgenera and two new species of the genus *Navicula* (*Bacillariophyceae*). Not. Nat. Acad. Nat. Sci. Philadelph., 324. — **Patrick R., Ch. W. Reimer.** (1966). The Diatoms of the United States (Exclusive of Alaska and Hawaii). I. — **Peragallo H., M. Peragallo.** (1897—1908). Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. Texte, Atlas. Grez. Sur-Loing. — **Ross R.** (1972). The current state of diatom taxonomy at the species level, with special reference to some species of *Navicula* Sect. *Lyratae*. Beih. Nov. Hedw., 39. — **Schrader H.-J.** (1969). Die pennaten diatomeen aus dem obereozan von Oamaru, Neuzeeland. Beih. z. Nov. Hedw., 28. — **Simonsen R.** (1974). The diatom plankton of the Indian Ocean Expedition of r/v «Meteor» 1964—1965. «Meteor» Forschungsergebnisse. Reihe D, 19. — **Van Heurck H.** (1885). Synopsis des diatomées de Belgique. — **Witt O.** (1886). Über der polierschiefer von Archangelsk—Kurojedovo in gouvernement Simbirsk. Verh. Russ. Mineralog. Ges., Ser. 2, Bd. 22.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова,
АН АзССР,
Баку.

Получено 6 III 1978.

СООБЩЕНИЯ

УДК 005 : 581.9 (575)

В. П. Бочанцев, Р. В. Камелин, О. В. Чернева

НОВИНКИ БАДХЫЗСКОЙ ФЛОРЫ, 2[1]

V. P. BOTSCHANTZEV, R. V. KAMELIN, O. V. TSCHERNEVA.
NEW RECORDS OF THE BADGHYS FLORA, 2

I. Критические виды, а также виды, новые для флоры СССР или Средней Азии

1. *Allium leucosphaerum* Aitch. et Baker, 1888, Transact. Linn. Soc. ser. 2, 3 : 117. — *A. fibrosum* auct. non Regel: Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 209, p. p.; Введ. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 71, p. p.; Wendelbo, 1971, Fl. Iranica, 76 : 31, p. p.

Туркмения. Бадхыз: окр. оз. Еройландуз, мелкозем.-щебнистые склоны андезитовых останцов, 29 IV 1977, № 7; между оз. Еройландуз и пос. Акрабат, супесчаные склоны холмов, 29 IV 1977, № 14.[2]

А. И. Введенский (l. c.) не считал возможным различать *A. leucosphaerum* (предгорно-низкогорный вид с белыми цветками) и *A. fibrosum* Regel (преимущественно песчано-пустынный вид с цветками ярко-розовыми или темно-розовыми с пурпурными жилками). Полевые наблюдения в Бадхызе показывают, что типичный *A. fibrosum* приурочен здесь только к развеваемым пескам, а более широко распространен бледноцветковый *A. leucosphaerum*, ранее описанный из афганской части Бадхыза.

2. *Allium yatei* Aitch. et Baker, 1888, Transact. Linn. Soc. ser. 2, 3 : 117. — *A. regelii* auct. non Trautv.: Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 278, p. p.

Туркмения. Бадхыз: между кордонами Кепеля и Акарчешме, мелкозем. склоны холмов, 4 V 1976, № 437; горы Гязгядык, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны; 7 V 1977, № 185.

A. yatei был описан из Афганистана, из пограничных районов Бадхыза. Во Флоре СССР (l. c.) он был синонимизирован с замечательным луком *A. regelii* Trautv., зонтики которого располагаются ярусами друг над другом, несмотря на то что *A. yatei* по описанию характеризовался единственным конечным зонтиком. Многочисленные теперь гербарные образцы позволяют считать, что в Бадхызе преобладает форма не только с единичными зонтиками (признак, видимо, не вполне выдержанный), но главное со значительно более светлыми, бледно-розовыми или беловатыми цветками с более ярко окрашенными жилками (у *A. regelii* цветки интенсивно розовые, а жилка не выделяется). Цветки бадхызских образцов *A. yatei*, кроме того, значительно более мелкие (до 10 мм дл., а не до 13—15 мм). Все это позволяет считать, что *A. yatei* является самостоятельным, более южным и восточным, предгорным и горным видом, заходящим и в советскую часть Бадхыза, где на северных пределах аре-

[1] Сообщение 1 см.: Бот. ж., 1977, 62, 8, 1201—1203.

[2] Подавляющее большинство рассмотренных в статье растений собрано В. П. Бочанцевым, поэтому фамилия коллектора приводится только там, где растение собрано кем-либо другим.

Все перечисленные в тексте образцы растений хранятся в Гербарии Ботанического института АН СССР в Ленинграде (LE).

ала он контактирует с типичным *A. regelii* — видом, приуроченным к более пустынным местообитаниям.

3. *Arum jacquemontii* Blume, 1835, Rumfia, 1 : 118; H. Riedl, 1963, Fl. Iranica, 1 : 4. — *A. griffithii* Schott, 1865, Synops. : 15.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 174.

До последнего времени считалось, что в Средней Азии встречается только один *A. korolkovii* Regel. Однако, определяя растения по «Flora Iranica», мы убедились, что, приведенный там для западных Гималаев и Афганистана *A. jacquemontii* заходит и в пределы Средней Азии. Здесь он распространен в южном Памироалае и Копетдаге, но ошибочно определялся как *A. korolkovii*. Собран *A. jacquemontii* и в Бадхызе, где до сих пор виды рода *Arum* L. не были известны.

Отличаются эти два вида следующими признаками:

у *A. jacquemontii* придаток початка в основании сужен в ножку, верхний участок стерильных цветков короче, равен или чаще немного длиннее нижнего участка;

у *A. korolkovii* придаток початка цилиндрический, верхний участок стерильных цветков короче нижнего участка.

4. *Astragalus stephenianus* Aitch. et Baker, 1888, Transact. Linn. Soc. ser. 2, 3 : 49. — *A. dietrichii* Agerer-Kirchoff, 1976, Boissiera, 25 : 91, fig. 19.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 176.

A. stephenianus — новый для флоры СССР вид. Он был описан из афганской части Бадхыза, затем был синонимизирован с ранее описанным *A. basineri* Trautv. и в этом качестве попал в новейшую монографию Х. Агерер-Кирхоф (l. c.). В этой же монографии был описан новый вид — *A. dietrichii* — из афганской части Паропамиза, западнее г. Герат, который сравнивался с *A. turkestanus* Bunge и особенно с *A. sabzakensis* Agerer-Kirchoff, но отличался от них коричневатым опушением растения и зеленовато-белыми венчиками. Как выяснилось при исследовании изотипа *A. stephenianus*, именно этими признаками он отличается от *A. basineri*, также желтоцветкового вида. По строению завязей и бобов бадхызские экземпляры, исследованные нами, скорее принадлежат к родству *A. basineri*, а не к родству *A. turkestanus*. Поэтому мы считаем, что *A. dietrichii* несомненно является синонимом хоросано-бадхызско-паропамизского вида *A. stephenianus*.

5. *Cousinia pycnocephala* Rech. f. 1972, Fl. Iranica, 90 : 195.

Туркмения. Марыйская обл.: район г. Кушка, лесничество, в 27 км на восток от горы Монах, долина 5-го ущелья, дно ущелья, злаково-разнотравная степь, 30 IX 1976, № 555, Н. Литвинова и А. Борисов; Таха-Базарский район, в 40 км на юго-запад от пос. Фисташкового, южный скат, редкостойный злаковый фисташник, h=850 м, 22 IV 1977, №№ 1513, 1514, Н. Литвинова и Л. Мезенева.

C. pycnocephala на территории СССР найдена впервые. Она описана со склонов гор Паропамиз (Афганистан), и нахождение ее на нашей территории в отрогах тех же гор вполне закономерно. *C. pycnocephala* относится к секции *Sciadocousinia* Tschern. и очень близка к *C. eryngioides* Boiss., описанной с хр. Эльбурс и широко распространенной в горных районах северного и северо-восточного Ирана, а на территории СССР в Центральном Копетдаге.

C. pycnocephala хорошо отличается от *C. eryngioides* более многочисленными корзинками (10—20, а не 1—5) в плотных головчатых соцветиях (7—9 см в диам.), расположенных на верхушках ветвей и в разветвлениях стебля, а также значительно большим числом листочков обертки (40—50, а не 12—18).

6. *Cryptospora falcata* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1 : 161; Боч. 1963, Бот. мат. (Ленинград) 22 : 145; Пахом. 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 136.

Туркмения. Бадхыз, район Зюльфагарского прохода, хр. Пограничный, мелкозем. склоны, 5 V 1977, № 73.

Находка далеко на юге (в Бадхызе) северной *C. falcata*, где обычной является *C. omissa* Botsch., не так неожиданна, как может казаться. *C. falcata* широко распространена от Кульджи и Джунгарского Алатау, вдоль северных отрогов Тянь-Шаня, до Ферганской долины, останцовых горок в Кызылкуме и западных низкогорий Памироалая в районе г. Джизака. Кроме того, она была известна из одного пункта в Копетдаге (Нухур). Сравнительно недавно в южном Памироалае, недалеко от г. Байсуна (окр. кишлака Сарыкамыш), где обычно встречается *C. omissa*, были собраны растения явно гибридного происхождения, промежуточные между *C. falcata* и *C. omissa*. Таким образом, здесь мы вновь столкнулись с примером сохранившегося в отдельных пунктах на юге типичного представителя северных пустынь, подобного *Salsola arbusculiformis* Drob.[3]

7. *Eremurus luteus* Baker, 1879, Journ. Linn. Soc. Bot. 17 : 18. — *E. baissunensis* auct. non B. Fedtsch. : Введ. и Ковал. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 26, p. p.

Туркмения. Бадхыз: окр. родника Керлек, гипсоносные глины по склонам сая, 20 IV 1976, № 93; горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 9 V 1976, № 616; окр. кордона Акарчешме, сай Зиякли, выходы гипсоносных глин, 11 V 1976, № 678; горы Гязгядык, безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 943.

А. И. Введенский и С. С. Ковалевская (l. c.) ошибочно отнесли бадхызские растения к *E. baissunensis* B. Fedtsch., считая, что их цветки имеют зеленовато-белую окраску. В действительности же окраска цветков у бадхызских растений желтая и поэтому их нужно называть *E. luteus*.

8. *Euphorbia bungei* Boiss. 1862, in DC. Prodr. 15, 2 : 115; Прох. 1949, Фл. СССР, 14 : 386; Rech. f. et Schim.-Cz. 1964, Fl. Iranica, 6 : 26. — *Tithymalus bungei* (Boiss.) Prokh. 1933, Систем. обзор молочаев Ср. Азии : 62.

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Пенханчешме, выходы гипсоносных глин к западу от кордона, 14 V 1976, № 752.

В Туркмении *E. bungei* была известна из хр. Большой Балхан и из Копетдага. Впервые она собрана в Бадхызе. Эта находка позволила внести существенную поправку в характеристику вида. Оказалось, что *E. bungei* обладает клубнем. Он бурый, веретеновидный, около 10 см дл. и 2 см в диам., располагается на глубине 15—25 см и несет несколько тонких, извилистых в основании стеблей.

9. *Euphorbia stocksiana* Boiss. 1860, Cent. Euphorb. : 34; Rech. f. et Schim.-Cz. 1964, Fl. Iranica, 6 : 23. — *E. odontophylla* Boiss. 1859, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 2, 4 : 82, non Willd. (1813).

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 190.

E. stocksiana распространена в Иране, Афганистане и Пакистане. Теперь она найдена в СССР, в Бадхызе. Она имеет сидячие, овальные с сердцевидным основанием, а по краям острозубчатые листья.

10. *Filago paradoxa* Wagenitz, 1969, Willdenowia, 5, 3 : 429, Abb. 2.

Туркмения. Бадхыз, хр. Келеткая, ущелье Инжирличешме, каменистые склоны, 6 V 1977, № 145.

F. paradoxa в пределах СССР ранее была собрана в Киргизии и Таджикистане, но неправильно определена, а теперь обнаружена и в Туркмении, в Бадхызе. Она занимает промежуточное положение между *F. arvensis* L. и *F. pyramidata* L. или *F. hurdwarica* (DC.) Wagenitz, относящихся к разным секциям рода. От первого вида *F. paradoxa* отличается тем, что корзинки у нее имеются и в развилинах стеблей, а от следующих двух — листочками оберток, лишенных длинно оттянутых остроконечий

[3] Бочанцев В. П. Бот. ж., 1968, 53, 1, 94—95.

и горизонтально отклоняющихся во время плодоношения. За пределами СССР *F. paradoxa* встречается в Кашмире, Индии и Иране.

11. *Lonicera nummulariifolia* Jaub. et Spach, 1843, Ill. Pl. Or. 1 : 133, pl. 70; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 566; Wendelbo, 1965, Fl. Iranica, 10 : 13. — *L. persica* Jaub. et Spach, 1843, Ill. Pl. Or. 1 : 132, pl. 69, К. Попов, 1976, Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. 4 : 52.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык: окр. развалин крепости Ярылганкала, мелкозем.-каменистые склоны, 4 V 1977, № 62; перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 186.

Широко распространенная *L. nummulariifolia* была известна в Туркмении в хр. Большой Балхан и в Копетдаге. К. П. Попов (l. c.) под неправильным названием (*L. persica*) привел ее для перевала Рахматур в Бадхызе. Теперь она собрана в Бадхызе уже в двух пунктах.

12. *Phagnalon androssovii* B. Fedtsch. 1946, Бот. мат. (Ленинград), 9, 4—12 : 185; В. Никит. 1960, Фл. Туркмении, 7 : 46.

Туркмения. Бадхыз, хр. Келеткая, ущелье Инжирличешме, каменистые склоны, 6 V 1977, № 142.

Ph. androssovii наиболее близок к *Ph. nitidum* Fresen. Однако он довольно хорошо отличается от типичных синайских образцов *Ph. nitidum* обычно более высокими ветвящимися стеблями, гуще паутинисто опушенными листочками обертки, которые после созревания семян отгибаются вниз, но особенно отчетливо — более короткими и широкими листьями. *Ph. androssovii* до сих пор был известен только из двух пунктов на западе Туркмении: хр. Большой Балхан и окр. г. Кара-Кала. Теперь он найден на востоке республики, в Бадхызе.

13. *Steptorhamphus tuberosus* (Jacq.) Grossh. 1934, Фл. Кавказа, 4 : 258; Кирп. 1964, Фл. СССР, 29 : 330; Rech. f. 1977, Fl. Iranica, 122 : 199.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 172.

S. tuberosus известен в Ираке, Иране и на Кавказе. В Средней Азии собран впервые. В Бадхызе найдено два вида рода *Steptorhamus* Bunge: *S. persicus* (Boiss.) O. et B. Fedtsch. с желтыми и *S. tuberosus* с голубовато-лиловыми цветками.

II. Растения, новые для Бадхыза, в том числе и впервые собранные в Туркмении

1. *Acanthophyllum sordidum* Bunge

Туркмения. Бадхыз: каменистые склоны к востоку от родника Акарчешме, фисташники, 25 IV 1964, № 206; горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 9 V 1976, № 617; горы Гязгядык, безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 940.

2. *Acanthophyllum stenostegium* Freyn

Туркмения. Бадхыз: окр. кордона Акарчешме, осыпи, 11 V 1976, № 684; район Зюльфагарского прохода, хр. Пограничный, мелкозем. склоны, 5 V 1977, № 72.

3. *Acinos graveolens* (Bieb.) Link

Туркмения. Бадхыз: окр. кордона Пенханчешме, мелкозем. склоны к западу от кордона, 14 V 1976, № 796; горы Гязгядык, окр. развалин крепости Ярылганкала, мелкозем.-каменистые склоны, 4 V 1977, № 53.

4. *Adonis bienertii* Butk.

Туркмения. Бадхыз, сай Туранга, выходы гипсоносных глин, 3 V 1976, № 391.

5. *Arabis auriculata* Lam.

Туркмения. Бадхыз: сай Туранга, в тени скал, 29 IV 1976, № 316; окр. кордона Пенханчешме, мелкозем. склоны к западу от кордона, 14 V 1976, № 779[a].

6. *Arnebia transcaspica* M. Pop.

Туркмения. Бадхыз, окр. оз. Еройландуз, спуск с плато к озеру, закрепленные пески, 24 IV 1976, № 198.

7. *Artemisia ciniformis* Krasch. et M. Pop. ex Poljak. (определила Н. С. Филатова).

Туркмения. Бадхыз: горы Гязгядык, окр. развалин крепости Ярылганкала, мелкозем.-каменистые склоны, 4 V 1977, № 44; хр. Келеткая, окр. развалин крепости Инжирличешме, каменистые склоны, 6 V 1977, № 138.

8. *Artemisia porrecta* Krasch. ex Poljak. (определила Н. С. Филатова).

Туркмения. Бадхыз, Зюльфагарский проход, каменистые склоны, 5 V 1977, № 93.

9. *Astragalus corrugatus* Bertol.

Туркмения. Бадхыз: окр. оз. Еролайндуз, мелкозем.-каменистые склоны останцов, 17 IV 1976, № 43; сай Туранга, выходы гипсоносных глин, 3 V 1976, № 394.

10. *Astragalus tribuloides* Del.

Туркмения. Бадхыз, окр. оз. Еройландуз, мелкозем.-каменистые склоны останцов, 17 IV 1976, № 41.

11. *Berberis turcomanica* Karel.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, в тени скал, 9 V 1976, № 628.

12. *Brassica elongata* Ehrh.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, окр. развалин крепости Ярылганкала, мелкозем.-каменистые склоны, 4 V 1977, № 37.

13. *Bunium persicum* (Boiss.) B. Fedtsch. (определил М. Г. Пименов).

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 183.

14. *Calligonum eriopodum* Bunge

Туркмения. Бадхыз, плато между саем Кызылджар и оз. Еройландуз, пески, 13 V 1977, Ю. Горелов.

15. *Camelina sylvestris* Wallr.

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Кепеля, мелкозем. склоны холмов, 2 V 1976, № 379; между кордонами Кепеля и Акарчешме, мелкозем. склоны холмов, 4 V 1976, № 440.

16. *Carex subphysodes* M. Pop. ex V. Krecz. (определила Т. В. Егорова).

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Кепеля, мелкозем. склоны холмов, 12 V 1976, № 691.

17. *Cleome raddeana* Trautv.

Туркмения. Бадхыз, хр. Келеткая, мелкозем. склоны, 6 V 1977, № 136.

18. *Cousiniopsis atractyloides* (C. Winkl.) Nevski

Туркмения. Бадхыз: горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, мелкозем. склоны, 16 V 1976, № 818; окр. оз. Еройландуз, мелкозем.-щебнистые склоны андезитовых останцов, 29 IV 1977, № 4.

19. *Crucianella gilanica* Trin.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык: окр. развалин крепости Ярылганкала, мелкозем.-каменистые склоны, 4 V 1977, № 47; перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 157.

20. *Cuscuta pedicellata* Ledeb.

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Пенханчешме, выходы гипсоносных глин к западу от кордона, 14 V 1976, № 757; горы Гязгядык, окр. развалин крепости Ярылганкала, мелкозем.-каменистые склоны, 4 V 1977, № 61.

21. *Delphinium stocksianum* Boiss.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 9 V 1976, № 611; район Зюльфагарского прохода, хр. Обзорный, мелкозем.-каменистые склоны, 5 V 1977, № 83; между хребтами Зюльфагарским и Пограничным, выходы гипсоносных глин, 5 V 1977, № 122.

22. *Dianthus turcomanicus* Schischk.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 170.

23. *Drabopsis nuda* (Belang.) Stapf

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, развалины крепости Ярылганкала, в тени скал, 13 V 1977, № 232ᶜ.

24. *Drepanocaryum severzovii* (Regel) Pojark.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык: ущелье Нардаванлы, в тени скал, 16 V 1976, № 817; безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 931.

25. *Echinops leucographus* Bunge

Туркмения. Бадхыз: район Зюльфагарского прохода, хр. Пограничный, мелкозем. склоны, 5 V 1977, № 69; разрушенный вулкан Чакмаклычанга, каменистые склоны, 5 V 1977, № 124.

26. *Eremurus angustifolius* Baker

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 173.

27. *Erophila verna* (L.) DC. ex Bess.

Туркмения. Бадхыз: сай к юго-западу от родника Керлек, мелкозем.-каменистые склоны, 20 IV 1976, № 125; сай Туранга, в тени скал, 29 IV 1976, № 321; окр. кордона Пенханчешме, мелкозем. склоны к западу от кордона, 14 V 1976, № 779.

28. *Euphorbia spinedens* Bornm. ex Prokh.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, окр. развалин крепости Ярылганкала, мелкозем.-каменистые склоны, 4 V 1977, № 33.

29. *Fumaria parviflora* Lam.

Туркмения. Бадхыз; окр. родника Керлек, гипсоносные глины по склонам сая, 20 IV 1976, № 101; окр. кордона Кепеля, крутые песчано-щебнистые склоны сая к западу от кордона, 5 V 1976, № 513; окр. кордона Акарчешме, сай Зиякли, выходы гипсоносных глин, 11 V 1976, № 663; горы Гязгядык, безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 924.

30. *Gagea divaricata* Regel

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Кепеля, крутые песчано-щебнистые склоны сая к западу от кордона, 5 V 1976, № 511.

31. *Gagea ova* Stapf

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Кепеля, под кронами фисташки, 27 IV 1976, № 311.

32. *Gagea reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f.

Туркмения. Бадхыз: окр. родника Керлек, гипсоносные глины по склонам сая, 20 IV 1976, № 98; горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, мелкозем. склоны, 16 V 1976, № 829.

33. *Galium verticillatum* Danth.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык: перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 168; окр. развалин крепости Ярылганкала, в тени фисташки, 13 V 1977, № 239.

34. *Geranium rotundifolium* L.

Туркмения. Бадхыз, сай Туранга, в тени скал, 29 IV 1976, № 315.

35. *Halotis pilifera* (Moq.) Botsch.

Туркмения. Бадхызский заповедник, берег оз. Еройландуз, 26 IX 1976, № 500, Н. Литвинова и А. Борисов.

36. *Henrardia pubescens* (Bertol.) C. E. Hubb. (определил Н. Н. Цвелев).

Туркмения. Бадхыз, сай Кызылджар, песчаные склоны, 7 V 1976, № 568.

37. *Heterocaryum macrocarpum* Zak.

Туркмения. Бадхыз: окр. оз. Еройландуз, спуск с плато к озеру, закрепленные пески, 24 IV 1976, № 206; сай Туранга, мелкозем.-каменистые склоны, 29 IV 1976, № 331; сай Кызылджар, песчаные склоны, 7 V 1976, № 548.

38. *Heterocaryum oligacanthum* (Boiss.) Bornm.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, мелкозем. склоны, 16 V 1976, № 823.

39. *Heteroderis pusilla* (Boiss.) Boiss.

Туркмения. Бадхыз, окр. оз. Еройландуз, щебнистый склон, 28 IV 1964, № 350.

40. *Holosteum umbellatum* L.

Туркмения. Бадхыз, сай Туранга, в тени скал, 29 IV 1976, № 319.

41. *Hordeum glaucum* Steud. (определил Н. Н. Цвелев).

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Кепеля, мелкозем. склоны холмов, 5 V 1976, № 493.

42. *Isatis trachycarpa* Trautv.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 904.

43. *Juncus subulatus* Forsk. (определила Т. В. Егорова).

Туркмения. Бадхыз, северная оконечность гор Гязгядык, по дну ущелья, 10 V 1977, № 206.

44. *Koelpina tenuissima* Pavl. et Lipsch.

Туркмения. Бадхыз: окр. оз. Еройландуз, спуск с плато к озеру, закрепленные пески, 24 IV 1976, № 199; окр. кордона Кепеля, мелкозем. склоны холмов, 27 IV 1976, № 306; горы Гязгядык, безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 936.

45. *Lactuca glauciifolia* Boiss.

Туркмения. Бадхыз: гипсоносные глины по склонам сая между солончаком Намаксаар и оз. Еройландуз, 25 IV 1976, № 240; окр. кордона Акарчешме, осыпи, 11 V 1976, № 688; горы Гязгядык, безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 912.

46. *Lepidium aucheri* Boiss.

Туркмения. Бадхыз, окр. оз. Еройландуз, засоленные участки, 17 IV 1976, № 4.

47. *Leptunis trichodes* (J. Gay) Schischk.

Туркмения. Бадхыз, район Зюльфагарского прохода, хр. Обзорный, мелкозем.-каменистые склоны, 5 V 1977, № 86.

48. *Lycium kopetdaghi* Pojark.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык: ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 9 V 1976, № 612; безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, в тени скал, 11 V 1976, № 874.

49. *Minuartia turcomanica* Schischk.

Туркмения. Бадхыз, сай к юго-западу от родника Керелек, мелкозем.-каменистые склоны, 20 IV 1976, № 126.

50. *Myosotis refracta* Boiss.

Туркмения. Бадхыз: сай Туранга, в тени скал, 29 IV 1976, № 318; окр. кордона Акарчешме, осыпи, 11 V 1976, № 685; окр. кордона Пенханчешме, мелкозем. склоны к западу от кордона, 14 V 1976, № 775.

51. *Nepeta pungens* (Bunge) Benth.

Туркмения. Бадхыз: окр. кордона Кепеля, крутые песчано-щебнистые склоны сая к западу от кордона, 5 V 1976, № 519; окр. кордона Акарчешме, осыпи, 11 V 1976, № 686; горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 16 V 1976, № 860.

52. *Nepeta seccharata* Bunge

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Пенханчешме, выходы гипсоносных глин к западу от кордона, 14 V 1976, № 770ᵃ.

53. *Orobanche hansii* Kerner

Туркмения. Бадхыз: окр. кордона Кепеля, мелкозем. склоны холмов, 15 V 1976, № 800; горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 16 V 1976, № 837; окр. оз. Еройландуз, мелкозем.-щебнистые склоны андезитовых останцов, 29 IV 1977, № 8.

54. *Paracaryum intermedium* (Fresen.) Lipsky

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык: ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 9 V 1976, № 615; безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 911.

55. *Poa bactriana* Roshev. (определил Н. Н. Цвелев).

Туркмения. Бадхыз, сай Кызылджар, песчаные склоны, 7 V 1976, № 546.

56. *Poa nevskii* Roshev. (определил Н. Н. Цвелев).

Туркмения. Бадхыз: сай к юго-западу от родника Керелек, мелкозем. склоны, 20 IV 1976, № 123; между кордонами Кепеля и Акарчешме, мелкозем. склоны холмов, 4 V 1976, № 427.

57. *Polygonum acetosum* Bieb. (определил Э. М. Сейфулин).

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Кепеля, у колодца, 12 V 1976, № 717.

58. *Polygonum polycnemoides* Jaub. et Spach (определил Э. М. Сейфулин).

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, окр. развалин крепости Ярылганкала, мелкозем.-каменистые склоны, 4 V 1976, № 68[а].

59. *Reaumuria fruticosa* Bunge

Туркмения. Бадхыз, окр. оз. Еройландуз, пухлый солончак, 28 IV 1964, № 329.

60. *Rhytispermum arvense* (L.) Link

Туркмения. Бадхыз: окр. кордона Кепеля, мелкозем. склоны холмов, 2 V 1976, № 386; между кордонами Кепеля и Акарчешме, мелкозем. склоны холмов, 4 V 1976, № 435.

61. *Rindera cyclodonta* Bunge

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 166.

62. *Rochelia persica* Bunge

Туркмения. Бадхыз: сай Туранга, мелкозем.-каменистые склоны, 29 IV 1976, № 340; между кордонами Кепеля и Акарчешме, крутые песчано-щебнистые склоны сая, 4 V 1976, № 466; окр. кордона Кепеля, сай к северу от кордона, выходы гипсоносных глин, 13 V 1976, № 739.

63. *Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Кепеля, мелкозем. склоны холмов, 22 IV 1976, № 141.

64. *Salsola forcipitata* Iljin

Туркмения. Марыйская обл., район г. Кушка, лесничество, в 27 км на восток от горы Монах, 30 IX 1976, № 551, Н. Литвинова и Б. Ганнибал.

65. *Salsola tomentosa* (Moq.) Spach ssp. *bungeana* Botsch.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык: ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 16 V 1976, № 845; безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 896[а].

66. *Salsola turkestanica* Litv.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 16 V 1976, № 843; окр. оз. Еройландуз, мелкозем.-щебнистые склоны андезитовых останцов, 29 IV 1977, № 6.

67. *Salvia ceratophylla* L.

Туркмения. Бадхыз, перевал Рахматур, восточные мелкозем.-каменистые склоны, 7 V 1977, № 195.

68. *Scabiosa rhodantha* Kar. et Kir.

Туркмения. Бадхыз: сай Кызылджар, песчаные склоны, 7 V 1976, № 559; горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 16 V 1976, № 861.

69. *Schischkinia albispina* (Bunge) Iljin

Туркмения. Бадхыз: горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, мелкозем. склоны, 16 V 1976, № 827; горы Гязгядык, безымянное ущелье к югу от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 914; разрушенный вулкан Чакмаклычанга, каменистые склоны, 5 V 1977, № 125.

70. *Silene indepensa* Schischk.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, окр. развалин крепости Ярылганкала, мелкозем.-каменистые склоны, 13 V 1977, № 236.

71. *Steptorhamphus persicus* (Boiss.) O. et B. Fedtsch.

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 9 V 1976, № 622.

72. *Torilis leptophylla* (L.) Reichb. f.

Туркмения. Бадхыз, окр. кордона Пенханчешме, мелкозем. склоны к западу от кордона, 14 V 1976, № 777.

73. *Verbascum bactrianum* Bunge

Туркмения. Бадхыз, горы Гязгядык, подгорная равнина в районе перевала Рахматур, 7 V 1977, № 154.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 IV 1978.

УДК 581.524.342

Т. А. Работнов

О ЗНАЧЕНИИ ПИРОГЕННОГО ФАКТОРА ДЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

T. A. RABOTNOV. ON THE IMPORTANCE OF THE FIREFACTOR FOR FORMATION OF VEGETATIVE COVER

На примере данных, полученных при изучении растительности Калифорнии, рассматривается значение пожаров как экологического, эволюционного и филоценогенетического фактора.

Пожары, возникавшие в результате ударов молнии, а местами — вследствие вулканической деятельности, оказали существенное влияние на формирование растительного покрова многих регионов земного шара.

Пожары, возникающие от молнии, справедливо относят к климатическим факторам, что особенно обстоятельно рассмотрено Вальтером (Walter, 1973). Естественно, что огонь, воздействуя на растения и растительность в течение очень длительного времени, обусловил возникновение у растений разнообразных приспособлений и участвовал в создании определенных типов фитоценозов, был одним из факторов филоценогенеза. Интересные наблюдения по этому вопросу проведены в Калифорнии, их результаты изложены в монографии, посвященной растительности этого региона (Barbour, Major, 1977). Представилось целесообразным, взяв за основу эти данные, рассмотреть значение огня как экологического, эволюционного и филоценогенетического фактора.

Растительность примерно 3/4 территории Калифорнии сформировалась под периодическим воздействием пожаров. Огонь как экологический, эволюционный и филоценогенетический фактор участвовал в формировании видов растений и растительности задолго до начала деятельности человека. Об этом свидетельствуют палеоботанические данные о воздействии на растительность пожаров в течение периода, превышающего 2 млн лет (Axelrod, 1958), а также наличие во флоре Калифорнии «пирофитов» — видов, эволюционное становление которых проходило под воздействием огня. Значение пирогенного фактора возросло после заселения Калифорнии человеком, начавшегося 8 тыс. лет тому назад, а возможно, несколько раньше, и особенно за последние 200 лет, после поселения здесь испанцев, а затем американцев.

Распространение в Калифорнии на больших площадях пожаров, вызванных молнией, обусловлено особенностями: 1) климата — на значительной части территории очень засушливое, жаркое лето, низкая влаж-

ность воздуха и сухие ветры, дующие из пустынь Южной Калифорнии; 2) растительности — широко распространены сообщества, образованные хвойными и жестколистными растениями, содержащими много смол и других веществ, повышающих их горючесть, в них накапливается большое количество легко воспламеняющегося материала; то же происходило в растительности прерий; 3) рельефа — горный рельеф более благоприятен для возникновения пожаров, вызванных молнией, чем равнинный (Axelrod, 1977).

Огонь оказывает на растения непосредственное воздействие, а также косвенно — через изменение условий их произрастания и в результате влияния на их консорты. Там, где пирогенный фактор действовал постоянно (периодически), у растений сформировались различные приспособления, обеспечивающие устойчивость особей или популяций к воздействию огня. Возникли виды, способные нормально размножаться семенами лишь в условиях периодически повторяющихся пожаров. Сформировались фитоценозы, которые могут существовать лишь при периодическом выгорании. Очень важным обстоятельством является создание после пожара благоприятных условий для прорастания семян и приживания всходов: улучшение условий освещения и обеспечения элементами минерального питания (зола, интенсивная нитрификация), резкое снижение конкуренции со взрослыми растениями.

Низовые пожары в лесах способствуют преобладанию устойчивых к ним видов древесных растений. В Калифорнии примером может быть реликтовый вид пальмы *Washingtonia filifera*, образующей насаждения в пустыне в местах выхода пресных грунтовых вод. Так как вашингтония устойчива к низовым пожарам, а растения нижних ярусов огнем повреждаются, то после пожара создаются благоприятные условия для ее семенного размножения (Burk, 1977). Этот тип приспособлений растений к пирогенному фактору широко распространен.

Особый тип стратегии жизни в условиях повторяющихся время от времени пожаров возник у ряда видов сосен и кипарисов, у которых формируются шишки, нормально раскрывающиеся лишь после воздействия огня. Это свойство особенно хорошо выражено у *Pinus attenuata*, начинающего плодоносить в возрасте 5—12 лет и продолжающего образовывать шишки до конца жизни деревьев. Так как шишки не раскрываются и не опадают, то их число значительно возрастает по мере увеличения возраста дерева. Этим достигается обильное обсеменение в тот период, когда под воздействием высокой температуры во время пожара шишки раскрываются и семена опадают на поверхность почвы, где одновременно создаются благоприятные условия для их прорастания и для приживания всходов. В связи с постепенным накоплением шишек обильное обсеменение достигается без большой разовой затраты энергии и веществ на формирование семян. В результате после пожара на месте старого создается новое одновозрастное насаждение того же вида. В соответствии с этим длительность жизни особей *Pinus attenuata* невелика; достигнув пятидесятилетнего возраста, они начинают отмирать. Большая длительность жизни особей этого вида была бы бесполезной, так как его насаждения существуют лишь от пожара до пожара. Аналогично ведут себя ряд других видов сосен, а также калифорнийские виды кипарисов. У *Cupressus forbesii* количество шишек на деревьях зрелого возраста в связи с их постепенным накоплением может возрасти до нескольких тысяч на дерево. У пигмейной сосны *Pinus contorta* spp. *balanderi* нераскрывшиеся шишки сохраняются на ветвях в течение 15—20 лет (Vogl et al., 1977). Аналогичные пирофиты распространены и в некоторых других регионах, в частности в Австралии.

Другая система приспособлений возникла у растений, образующих чапарраль[1] — заросли невысоких (1—3 м высотой) вечнозеленых мелколиственных кустарников с очень слабо выраженным травяным покровом — аналога средиземноморского маквиса. Вечнозеленость и малые размеры листьев рассматриваются как важное приспособление к произрастанию в условиях периодически напряженного водного обмена (устранение возможности перегрева солнечными лучами), а также недостаточного обеспечения элементами минерального питания, особенно азотом и фосфором (чапарраль приурочена к склонам с бедными, подверженными эрозии почвами). Таким образом, склероморфность кустарников чапаррали не только характеризует ксероморфоз, но и пейломорфоз.

Наиболее широко распространена чапарраль, образованная *Adenostoma fasciculatum* (*Rosaceae*). Аденостома легко воспламеняется и при пожаре сгорает до основания или почти до основания. После пожара в растительности происходят изменения в направлении восстановления исходного состояния, в которых можно условно различать две стадии: травяную и кустарниковую. В процессе длительного периодического воздействия огня в состав растительных сообществ чапаррали вошли виды, имеющие различные приспособления, обеспечивающие им возможность произрастания в условиях повторяющихся время от времени пожаров. Однако для всех или почти для всех видов характерна способность их семян длительное время пребывать в почве в покоящемся состоянии, не повреждаться во время пожаров, а у некоторых видов прорастать лишь после воздействия огня. После выгорания кустарников создаются благоприятные условия для прорастания жизнеспособных семян, имевшихся в почве, а также для отрастания и пышного развития особей некоторых многолетних трав, находившихся до того времени в покоящемся или в очень угнетенном состоянии. Так же, как и в других фитоценозах, после пожара здесь создаются благоприятные условия для приживания всходов (хорошее освещение, удобрение золой, интенсивная нитрификация, резкое снижение конкуренции с кустарниками, а помимо того, возможно разрушение веществ, ингибирующих прорастание, накопившихся в подстилке, и др.).

Интенсивная нитрификация, по-видимому, частично связана с тем, что в золе, образующейся после сгорания кустарников, содержатся аммоний и некоторое количество несгоревшего органического вещества (Christensen, 1973; Christensen, Muller, 1975). Количество всходов, возникающих в первый год после пожара, очень велико: иногда до 700 и даже до 3000 на 1 м² (Biswell, 1974). Среди них — всходы однолетних, двулетних, многолетних трав, полукустарников и кустарников. Многие из травянистых растений свойственны лишь (или в основном) травяной стадии постпирогенной демутации чапаррали и поэтому их относят к «эндемическим пирофитам» (Hanes, 1977). Травяной покров развивается очень быстро, достигая максимума в первый-четвертый (пятый) годы после пожара, а затем довольно быстро деградирует, сохраняясь в очень слаборазвитом состоянии, в основном в местах с изреженным кустарниковым покровом. От года к году в травяном покрове происходит смена преобладающих растений. Некоторые виды однолетних растений участвуют в формировании травяного покрова лишь один год. Для всех видов трав характерны быстрое развитие и обильное плодоношение. Местами после пожара в чапарраль проникает некоторое количество чуждых ей видов, преимущественно однолетних злаков и анемохоров, семена которых неспособны длительно сохранять всхожесть при погребении в почве.

Почти половина видов кустарников чапаррали, в том числе аденостома, отрастает после выгорания. Для аденостомы установлено, что нередко 1/4 ее особей, в основном более старых, погибает во время пожара, но так как появляются новые особи, возникшие из семян, то тем самым осуществляется периодическое омоложение ее популяции. И у других видов кустарников после пожара появляются массовые всходы, которые частично приживаются. Восстановление кустарникового яруса как в результате отрастания непогибших при пожаре особей, так и в результате возникновения новых особей из семян, имевшихся в почве, идет быстро и не-

[1] Название чапарраль происходит от чабарро — баскского названия зарослей кустарникового дуба в Пиренеях, которое в произношении испанцев, поселившихся в Калифорнии, звучало как чапарро (Biswell, 1974).

редко через 6—8 лет формируется сомкнутый кустарниковый покров. В возрасте примерно 15 лет у аденостомы нижние ветви начинают отмирать, происходит прогрессирующее накопление легко воспламеняющегося материала. Создаются благоприятные условия для возникновения пожаров.

По мере формирования кустарникового покрова условия для существования трав и их семенного размножения становятся все более неблагоприятными (возрастающее затенение, снижение обеспеченности элементами минерального питания, формирующаяся подстилка, возможно, также поступление в почву ингибирующих прорастание и затрудняющих инфильтрацию воды в почву веществ, вымываемых из листьев кустарников или образующихся при разложении опада). Травяной покров все более изреживается, многие виды сохраняются до следующего пожара лишь в виде жизнеспособных семян в почве. В процессе эволюции у таких видов сформировалась способность обильно плодоносить в первые годы после пожара, образуя семена, не прорастающие, но сохраняющие всхожесть в течение периода, когда отсутствуют условия, необходимые для приживания всходов; и дружно прорастать после пожаров, когда такие условия есть. Эти виды могут быть отнесены к пирогенным эксплерентам.

Таким образом, многие виды травянистых растений и некоторые недолговечные кустарники чапаррали характеризуются особым жизненным циклом: кратким периодом пребывания их особей в активном состоянии, наступающем после выгорания кустарникового покрова, и длительным покоящимся состоянием в виде жизнеспособных семян в течение периода сомкнутого кустарникового покрова.

Вопрос о значении веществ, вымываемых из листьев кустарников и образующихся при разложении опада как фактора, определяющего пребывание жизнеспособных семян в состоянии покоя, изучен недостаточно. Возможность аллелопатически обусловленного гомеостаза, возникающего в процессе филоценогенеза, весьма вероятна, однако достаточных доказательств для этого нет. Этот вопрос был обстоятельно изучен на примере чапаррали, образованной *Adenostoma fasciculatum* (Muller et al., 1968; Mc Pherson, Muller, 1969).

В водных вытяжках из листьев аденостомы были обнаружены вещества, ингибирующие прорастание семян *Bromus rigidus* (вид, занесенный в Калифорнию из Европы), а также семян некоторых других видов растений. Было высказано предположение, что в летний знойный засушливый период в листьях аденостомы накапливаются метаболиты, которые будучи вымыты в течение зимнего дождливого периода поступают в почву, поглощаются почвенными коллоидами, накапливаются в почве и могут ингибировать прорастание семян. Огонь разрушает эти вещества и создает условия, благоприятные для массового прорастания семян, содержащихся в почве. В то же время массовые всходы могут возникать и при вырубке аденостомы, т. е. в отсутствие воздействия огня. Помимо того, постепенным накоплением ингибиторов прорастания семян в почве нельзя объяснить массовое появление всходов некоторых видов лишь в первый или в первый и второй годы после пожара и отсутствие появления их на второй и третий годы, когда ингибиторы прорастания еще не могли накопиться в почве (Работнов, 1974). Кстати, если ингибиторы прорастания семян накапливаются под покровом кустарников чапаррали, то их нельзя называть фитотоксическими веществами или фитоксинами, как это принято в ряде работ (Mc Pherson, Muller, 1969, и др.), так как они предохраняют семена многих видов растений от прорастания в период, когда для их всходов нет шансов для приживания. Следовательно, эти вещества благоприятно влияют на соответствующие виды растений.

При рассмотрении данного вопроса необходимо также иметь в виду различную реакцию семян отдельных видов, имеющихся в почве, на условия, возникающие после уничтожения кустарникового покрова в результате вырубания или воздействия огня. Об этом можно судить по данным опыта

с вырубкой и выжиганием кустарника из *Adenostoma fasciculatum*, в котором появилось следующее количество всходов видов растений: на ненарушенных участках — однолетников 1, многолетних трав — 8; после вырубки кустарника — однолетников 12, многолетних трав — 11; после выжигания — однолетников 26, многолетних трав — 22 (Christensen, Muller, 1975). Таким образом, воздействие огня обусловило возникновение всходов, относящихся к значительно большему числу видов, чем после вырубки кустарника (43 против 23). Очевидно, семена некоторых видов могли прорастать при изменении микроклиматических условий, возможно, в результате лучшего прогревания почвы солнечными лучами. Семена же других видов прорастали лишь после воздействия огня, когда сгорает подстилка и, кроме того, на семена воздействует высокая температура, что устраняет причины, препятствующие их прорастанию. Это может происходить в результате: 1) нарушения целостности непроницаемой для воды и воздуха кожуры семян; 2) разрушения содержащихся в семенах (эндогенных) ингибиторов прорастания; 3) прекращения воздействия на семена содержащихся в окружающей среде (экзогенных) ингибиторов прорастания. Возможно, для различных видов имеет наибольшее значение какая-либо одна из перечисленных форм воздействия или же несколько. Что касается экзогенных ингибиторов, то более вероятно, что они представлены не веществами, адсорбированными почвенными коллоидами, а газообразными метаболитами сапротрофных организмов, возникающими при разложении опада. Вопрос об актуальности изучения таких метаболитов был поставлен Н. Г. Холодным (1957). Исходя из этого соображения можно предположить, что благоприятное воздействие огня на прорастание семян в основном определяется уничтожением подстилки. Уместно отметить, что в чапаррали, образованной *Arctostaphylos*, при вырубке кустарника всходы не появляются, если при этом не удаляется подстилка (Muller et al., 1968). Косвенным доказательством значения газообразных метаболитов могут быть данные В. Г. Карпова (1969) о массовом появлении всходов растений, свойственных лесным вырубкам при удалении лесной подстилки. Так как почва, в которой находились семена, осталась ненарушенной, то можно сделать вывод, что именно подстилка задерживала прорастание семян и, вероятно, тем, что она продуцировала ингибиторы прорастания. Необходимо, однако, иметь в виду, что есть виды растений (всходы их массово появляются в первый год после пожара) обильно обсеменяющиеся, но поступающие при этом в почву семена не прорастают или прорастают в небольшом количестве, несмотря на отсутствие воздействия экзогенных ингибиторов прорастания. Очевидно, что семена таких растений, во всяком случае в первые годы после поступления в почву, обладают какими-то не зависимыми от экзогенных ингибиторов прорастания приспособлениями для пребывания в состоянии покоя. В дальнейшем же все большее значение приобретает воздействие на них экзогенных ингибиторов, продуцируемых кустарниками.

У видов, входящих в состав чапаррали, в процессе сопряженной эволюции в условиях периодически повторяющихся пожаров сформировались приспособления к воздействию на них пирогенного фактора. В результате возникли: 1) виды, избегающие воздействия огня, пребывающие во время пожаров в покоящемся состоянии — в виде семян, расположенных под подстилкой или в виде покоящихся подземных органов (многие виды травянистых растений); 2) виды, особи которых погибают во время пожаров, но восстанавливают свое положение в ценозах после появления новых особей из семян, находящихся в почве (ряд видов кустарников); воздействие огня способствует полному омоложению ценопопуляций таких видов; 3) виды с устойчивыми к воздействию огня подземными органами, отрастающими после пожара и образующими новые особи из семян в почве; выгорание надземных органов сопровождается отмиранием старых особей, что приводит к периодическому частичному омоложению ценопопуляций.

У многих видов чапаррали возникла способность продуцировать семена, пребывающие длительное время в покоящемся состоянии и про-

растающие в массах лишь после пожара, причем одним из факторов, определяющих пребывание семян в состоянии покоя, возможно, являются экзогенные ингибиторы прорастания, образующиеся в листьях или при разложении опада кустарников. В этом случае сопряженная эволюция привела к возникновению у семян многих видов способности перехода к покою или к пребыванию семян в покоящемся состоянии в результате приспособления к создаваемой кустарниками особой в аллелопатическом отношении среды.

Чапарраль сформировалась в течение длительного воздействия периодических пожаров. Кустарники, достигнув определенного возраста, отмирают и чапарраль деградирует. Периодически повторяющиеся пожары — обязательное условие существования чапаррали. В связи с этим чапарраль пребывает все время в состоянии циклических изменений, для которых характерна автономность в обеспечении диаспорами растений. Принос диаспор извне отсутствует, а если и происходит в первые годы после пожара, преимущественно под влиянием деятельности человека, то не определяет хода смен состояний. Основной флористический состав чапаррали устойчив при смене ее состояний в течение пирогенного цикла, но многие виды характеризуются сменным активно-покоящимся составом их ценопопуляций. Для пирогенного цикла чапаррали характерна также цикличность обеспечения растений элементами минерального питания: высокая обеспеченность ими после пожара и постепенное снижение содержания в почве доступных для растений зольных элементов и азота по мере формирования кустарникового яруса в связи с возрастающей иммобилизацией их в живых и отмерших органах растений. Именно это обстоятельство может быть причиной деградации чапаррали в отсутствие пожаров. Таким образом, воздействие огня необходимо для существования чапаррали, в частности для обеспечения растений достаточным количеством элементов минерального питания.

Обусловленные пожарами циклические изменения чапаррали предлагалось назвать «автосукцессиями» (Hanes, 1971), что нельзя признать удачным. В фитоценологии к автогенным принято относить изменения, возникающие без воздействия внешних факторов (Tansley, 1935), а здесь они обусловлены пожарами — фактором, внешним по отношению к растительности. Их также относят, следуя Одуму (1975), к «пульсирующе стабильным» сукцессиям. [2] Это правомерно, если иметь в виду смены, происходящие в результате чередования многочисленных пирогенно-демутационных циклов. При этом отдельные циклы, сходные по направлению изменений, могут отличаться друг от друга по общей длительности, длительности травяной и кустарниковой стадий, по количественному соотношению видов в зависимости от промежутка времени между пожарами, метеорологических условий и др. Сами же повторяющиеся друг за другом циклы можно назвать «постпирогенными автономными демутациями». Такие демутации несомненно представляют древний тип изменчивости растительности, обусловленный воздействием огня. Для них характерна автономность формирования первых стадий демутации в результате прорастания семян, сохранившихся жизнеспособными в почве, от соответствующей стадии предыдущего цикла, а также в результате отрастания растений, сохранившихся в живых после пожара. Пирогенные сукцессии, в которых сообщества, характеризующие отдельные стадии демутации, формируются в результате возникновения особей из семян, поступающих в основном или исключительно извне (например, при демутации еловых лесов после пожара), безусловно представляют эволюционно (филоценогенетически) более молодой тип вторичных сукцессий.

В настоящее время стало очевидным, что для сохранения природных систем в заповедниках в них необходимо поддерживать режимы, при которых проходило их формирование. В частности, для сохранения природных

---

[2] В русском переводе книги Ю. Одума «Основы экологии» термин «pulse-stable successions» неудачно переведен как «импульсные сукцессии».

травяных экосистем необходимо включение в их состав копытных животных. Аналогично должен решаться вопрос и с пирогенным фактором; там, где в формировании соответствующих систем огонь принимал участие, его воздействие нельзя исключать из заповедного режима.

ЛИТЕРАТУРА

Карпов В. Г. (1969). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. — Одум Ю. (1975). Основы экологии. — Работнов Т. А. (1974). О современном состоянии изучения аллелопатии. Бюлл. МОИП, 79, 4. — Холодный Н. Г. (1957). Газы почвы и их биологическое значение. Избр. труды, 3. — Axelrod D. J. (1958). Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. Bot. Rev., 24, 7. — Axelrod D. J. (1977). Outline history of California vegetation. In: Barbour M. G., J. Major (Eds). Terrestrial vegetation of California. — Biswell H. H. (1974). Effects of Fire on Chaparral. In: Kozlovski T. T., C. E. Ahlgren. (Eds). Fire and Ecosystems. — Burk J. H. (1977). Sonoran desert vegetation. In: Borbour M. G., J. Major (Eds). Terrestrial vegetation of California. — Christensen N. L. (1973). Fire and Nitrogen Cycle in Californian Chaparral. Science, 181, 1. — Christensen N. L., C. Muller. (1975). Effects of Fire on Factors controlling Plant growth in Adenostoma Chaparral. Ecol. monographs, 45, 1. — Hanes T. L. (1971). Succession after Fire in the Chaparral of southern California. Ecol. monographs, 41, 1. — Hanes T. L. (1977). Chaparral. In: Barbour M. G., J. Major (Eds). Terrestrial vegetation of California. — McPherson J. K., C. H. Muller. (1969). Allelopathic Effects of *Adenostoma fasciculatum*, «Chamise» in the California Chaparral. Ecoll. monographs, 39, 2. — Muller C. H., R. B. Hanawalt, J. K. McPherson. (1968). Allelopathic Control of Herb Growth in the Fire Cycle of California Chaparral. Bull. Tor. bot. Club, 95, 3. — Tansley A. G. (1935). The Use and Abuse of Vegetational concept and Terms. Ecology, 16, 2. — Vogl R. J., W. P. Armstrong, K. L. White, K. L. Cole. (1977). The Closed-cone Pine and Cupresses. In: Barbour M. G., J. Major. (Eds). Terrestrial vegetation of California. — Walter H. (1973). Vegetation der Erde. Bd. I, 3 Auflage.

Московский государственный университет. Получено 26 XII 1977.

УДК 582.263 : (282.251.1) + (282.252.2)

Г. Д. Левадная

ВОДОРОСЛИ СЕМ. *CHAETOPHORACEAE (CHLOROPHYTA)* РЕК ОБИ И ЕНИСЕЯ

G. D. LEVADNAJA. ALGAE OF THE FAMILY *CHAETOPHORACEAE (CHLOROPHYTA)* FOUND IN RIVERS OB AND YENISEI

Приводятся сведения об 11 видах водорослей сем. *Chaetophoraceae* (*Chlorophyta*) из рек Оби, Енисея и их водохранилищ — Новосибирского и Красноярского. Даны иллюстрации и диагнозы по оригинальным материалам для большей части видов. Указаны их местонахождения и некоторые экологические особенности. Названы основные компоненты альгоценозов.

Зеленые нитчатые водоросли сем. *Chaetophoraceae* нередко встречаются в составе бентосных группировок в Оби, Енисее, Новосибирском и Красноярском водохранилищах. Однако сведения о них были отрывочными (Borge, 1891) или излагались попутно с характеристикой донных ценозов (Левадная, 1961, 1964, 1970, 1973 а, б, 1975, 1977; Левадная, Чайковская, 1975; Солоневская, 1970; Кузьмина, 1973).

В настоящей работе материалы по водорослям сем. *Chaetophoraceae*, полученные за период с 1957 по 1974 гг. по Верхней Оби (от истока до устья р. Томи) и Новосибирскому водохранилищу, по Енисею (от верховьев до дельты) и Красноярскому водохранилищу, представлены полностью. Поскольку специальное изучение водорослей указанного семейства не было главной целью автора, описания и рисунки выполнены не для всех обнаруженных водорослей, в частности для видов таких родов, как *Draparnaldia* и *Aphanochaete*, указываются только местонахождения, однако упоминание о них в настоящей статье представляется целесообразным.

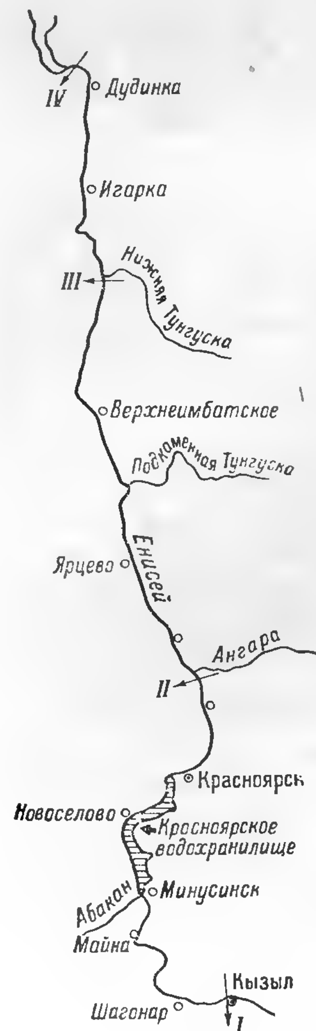


Рис. 1. Схематическое изображение Енисея с условным делением на 3 части: Верхний Енисей (*I—II*), Средний Енисей (*II—III*), Нижний Енисей (*III—IV*).

Сбор образцов проводился на гидробиологических разрезах, схемы расположения которых приведены в предыдущих работах автора (Левадная, 1970, 1975, 1977). При изложении материалов по Енисею принята классификация реки, разработанная В. Н. Грезе (1957) (рис. 1).

Род *Stigeoclonium* Kütz.

Stigeoclonium variabile Näg. Islam, 1963 : 55, Pl. 9, fig. 12; Pl. 32, fig. 1—2; Pl. 36, fig. 1; Pl. 38, fig. 9; Pl. 40, fig. 1—2.

Нити дифференцированы на основные, стелющиеся и восходящие ветви. Ветвление редкое, в основном альтернативное, у основания иногда дихотомическое. Клетки стелющейся ветви цилиндрические или боченковидные, до 14—15 мкм шир. Клетки восходящей ветви тонкие, цилиндрические, 5—7 мкм шир., 7—12 мкм дл. Конечные клетки остроконусовидные, иногда вытянуты в щетинку. Хлоропласт в виде узкого пояска (рис. 2, *1*).

О б ь: в обрастаниях бакена ниже г. Новосибирска, июль 1963 г., небольшими прядями.

С р е д н и й Е н и с е й: в обрастаниях бревна прибрежной зоны выше устья Подкаменной Тунгуски, сентябрь 1972 г., в небольшом количестве.

Stigeoclonium tenue (Ag.) Kütz. Курсанов Л. И. и др., 1953 : 232, рис. 519; Islam, 1963 : 92, Pl. 8, fig. 1; Pl. 14, fig. 3; Printz, 1964 : 146.

Нити тонкие, постепенно сужающиеся. Ветвление очередное и супротивное. Первичные ветви 7—8 мкм шир., отходят от укороченных клеток основной нити и несут большое количество вторичных ветвей, заканчивающихся острой клеткой или бесцветной щетинкой. Клетки цилиндрические, 10—12 мкм шир., до 20—40 мкм дл., иногда укороченные, почти квадратные, со слегка выпуклыми стенками. Хлоропласт расположен в центральной части клеток в виде более или менее широкого пояска (рис. 2, *2*; 3, *1*).

О б ь: в обрастаниях бревен у берега и на бакене у с. Белово, ниже с. Киреевского, на гальке прибрежья выше устья р. Томи, июль—август 1963 г., в небольшом количестве. В обрастаниях бакена ниже г. Новосибирска, октябрь 1960 г., немного (Солоневская, 1970).

Н о в о с и б и р с к о е в о д о х р а н и л и щ е: на деревянных субстратах (дебаркадерах, корягах, бревнах) в мелководной зоне. Нередко в значительном количестве в обрастаниях буев, находящихся в открытой части водохранилища. Начинает развиваться в конце мая на мелководьях, летом появляется и на буях, наибольшей вегетации достигает к июлю—сентябрю.

В е р х н и й Е н и с е й: на отрезке реки от Минусинска до Красноярска при скорости течения около 1.5 м/с эта водоросль найдена на двух



Рис. 2.
1 — *Stigeoclonium variabile* Näg., *2* — *S. tenue* (Ag.) Kütz.

бакенах: у с. Караульного и выше д. Кривляк, июль 1966 г., небольшими кустиками.

К р а с н о я р с к о е в о д о х р а н и л и щ е: в период наполнения при скорости течения 0.3—0.5 м/с (Подлипский, Широков, 1975), особенно при постоянном уровне воды, как это наблюдалось летом 1968 г., *S. tenue* довольно широко расселился в прибрежной зоне водохранилища, развиваясь в виде ярко-зеленых кустиков на корягах, бревнах, железных рейках приборов, деревянных буйках вблизи берегов в разных частях водохранилища. Ниже плотины Красноярской ГЭС на обломках кристаллических пород у г. Дивногорска *S. tenue* встречался единичными экземплярами среди массы нитей *Ulothrix zonata* (Кузьмина, 1973; Левадная, 1973б).

С р е д н и й Е н и с е й: на бревнах у берегов на протяжении всего отрезка реки и только однажды на середине Енисея в обрастаниях буя выше устья Нижней Тунгуски, август—сентябрь 1972 и 1973 гг., в небольшом количестве.

Н и ж н и й Е н и с е й: на бревнах у берегов ниже устья Нижней Тунгуски и у г. Игарки, август—начало октября 1973 г.

Stigeoclonium lubricum (Dillw.) Kütz. Islam, 1963 : 118, Pl. 8, fig. 4; Pl. 18, fig. 1—4.

Нити плотные, прямые. Ветвление обильное, очередное и супротивное. Очередное ветвление преимущественно в нижней части основной

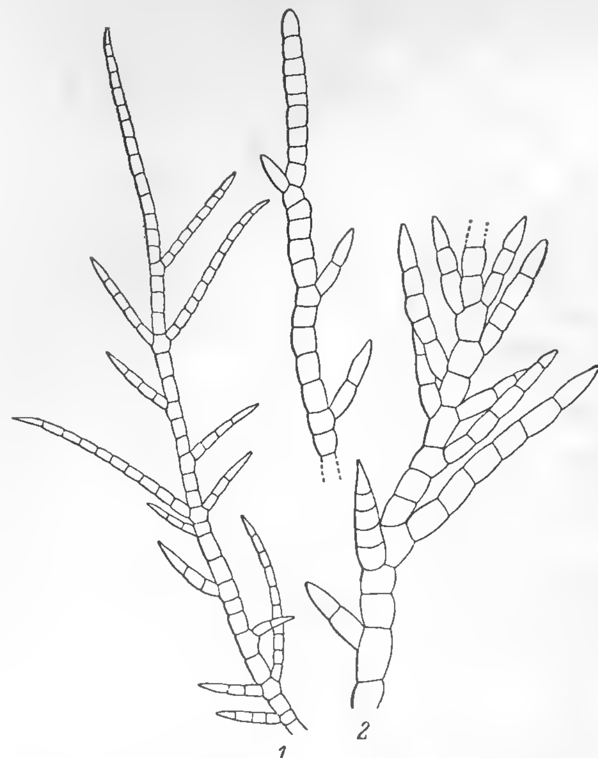


Рис. 3.

1 — Stigeoclonium tenue (Ag.) Kütz., *2 — S. lubricum* (Dillw.) Kütz.

нити и в верхней части первичных ветвей. Ветви кончаются тупой клеткой, реже — заостренной. Клетки боченковидные, толстостенные, 12—18 мкм шир. Хлоропласт в виде широкого пояска (рис. 3, *2*).

О б ь: в обрастаниях бакена ниже с. Мочище, август 1963 г., в небольшом количестве.

Новосибирское водохранилище: на буях в открытой зоне водоема, 1961—1962 гг. Появляется единичными кустиками в конце мая, значительного количественного развития достигает в сентябре.

Красноярское водохранилище: на корягах у пос. Новоселово, в обрастаниях деревянного причала для лодок в предплотинной части водохранилища, август 1967 и 1968 гг., в виде небольших прядей.

Средний Енисей: в обрастаниях бревен у берегов близ с. Заливского и выше устьев притоков Подкаменной Тунгуски и Нижней Тунгуски, сентябрь 1972 и 1973 гг., небольшими прядями.

Stigeoclonium flagelliferum Kütz. Islam, 1963 : 114, Pl. 8, fig. 3; Pl. 20, fig. 3; Pl. 31, fig. 1.

Нити длинные, нежные. Ветвление очередное и супротивное. Ветви отходят от широкоугольных клеток основной нити и часто формируют мутовку вокруг нее. Некоторые ветви одиночные, кончаются шиловидной клеткой или длинным волоском. Клетки цилиндрические, 14—20 мкм шир., до 70—80 мкм дл. Хлоропласт в виде пояска (рис. 4, *4*).

О б ь: в обрастаниях бакенов у г. Барнаула, с. Мочище, с. Алферово, с. Кожевниково, июль 1963 г., в небольшом количестве.

Новосибирское водохранилище: в обрастаниях деревянных субстратов на мелководье в разных частях водоема, редко на буях; июль—сентябрь 1961 и 1962 гг.

Верхний Енисей: в обрастаниях бакена у пос. Караульного, июль 1966 г., в небольшом количестве.

Красноярское водохранилище: в обрастаниях коряг и бревен в прибрежной зоне разных частей водоема, июль—август 1968 г., небольшими прядями.

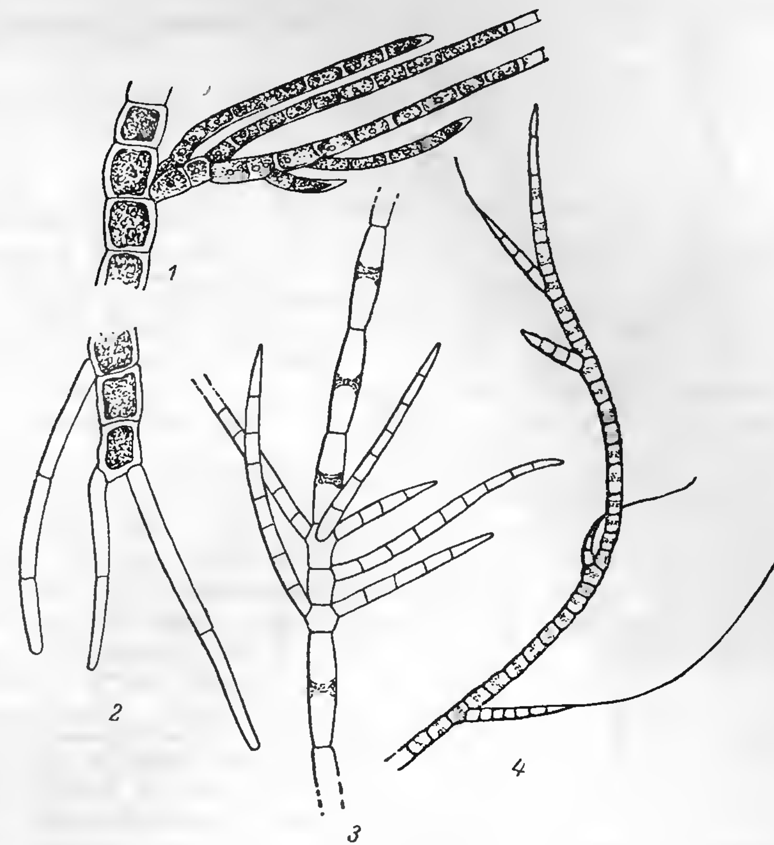


Рис. 4.

1, 2 — Cloniophora macrocladia (Nordst.) Bourr. (*1* — фрагмент нити, *2* — основание нити с ризоидами); *3 — Stigeoclonium amoenum* Kütz.; *4 — S. flagelliferum* Kütz.

Средний Енисей: в обрастаниях бревен в прибрежье у с. Заливского, д. Прибрежной, выше Подкаменной Тунгуски, причем в последнем пункте найдены также единичные пряди и в обрастаниях бакена, сентябрь 1972 г.; в обрастаниях бревна выше устья Нижней Тунгуски, август 1973 г., в небольшом количестве.

Нижний Енисей: в обрастаниях бревна и деревянных мостков у г. Игарки, сентябрь—октябрь 1973 г., небольшими кустиками.

Stigeoclonium amoenum Kütz. Islam, 1963 : 106, Pl. 8, fig. 2; Pl. 15, fig. 1.

Нити длинные, нежные. Ветвление почти всегда супротивное, одиночные ветви редкие. Клетки основной нити преимущественно цилиндрические, слегка уплощенные, 10—12 мкм шир., 40—95 мкм дл. Некоторые клетки короткие, 7.8—10 мкм шир., 12—25 мкм дл., от них отходит 1, иногда 3—4 ветви, расположенные в разных плоскостях. Клетки ветвей более или менее цилиндрические, иногда почти квадратные. Верхушечные клетки длинные, острые. Хлоропласт в виде узкого пояска в середине клетки (рис. 4, *3*).

Средний Енисей: в обрастаниях бревен у берега близ д. Прибрежной, сентябрь 1972 г.; выше устья Нижней Тунгуски, август 1973 г., в довольно значительном количестве.

Stigeoclonium farctum Berth. Islam, 1963 : 53, Pl. 32, fig. 3—4.

Нити четко дифференцированы на основные, стелющиеся и восходящие. Преобладают стелющиеся нити, которые срастаются между собой и формируют псевдопаренхиматозную основу. Клетки восходящих ветвей цилиндрические, 5—7 мкм шир., 7—12 мкм дл.; иногда клетки длиннее, особенно на верхушке ветви.

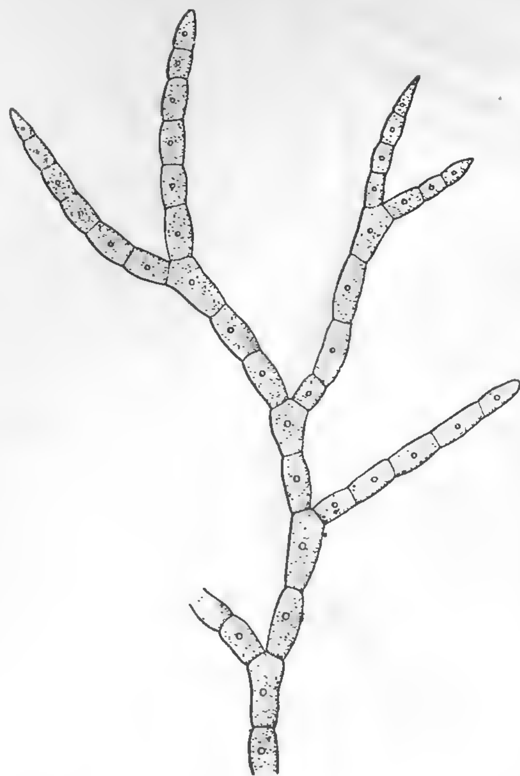


Рис. 5. *Chaetophora elegans* (Roth) Agardh.

Новосибирское водохранилище: в обрастаниях деревянных мостков, коряг, хвоща на мелководье. Вегетирует с мая по сентябрь.

Р. Туба (приток Верхнего Енисея): в обрастаниях гальки в устье реки, август 1968 г., единично.

Род *Cloniophora* Tif.

Cloniophora macrocladia (Nordst.) Bourr. Islam, 1961 : 69; Islam, 1963 : 49; Printz, 1964 : 172; Tab. XLV, fig. 1—2; Bourrelly, 1966 : 280, Pl. 50, 1—2.

Нити плотные, прямые, густо ветвящиеся. Ветвление нерегулярное, первичные короткие ветви собраны пучками. Одиночные ветви редкие. Верхушечные клетки ветвей конические, закругленные или тупые. Первичные ветви дают неограниченное число вторичных, продуцирующих зооспоры. После выхода последних на концах нитей остаются пустые зооспороцисты. Нити прикрепляются к субстрату ризоидами. Клетки основных нитей 30—35 мкм шир., почти квадратные, со слегка выпуклыми стенками. Хлоропласт поясковидный (рис. 4, *1—2*).

Средний Енисей: в обрастаниях бревен у д. Прибрежной и с. Ярцева, сентябрь 1972 г., небольшими кустиками.

Нижний Енисей: в обрастаниях мостков у г. Игарки и в устье Нижней Тунгуски на корягах, начало октября 1972 г., в небольшом количестве.

Род *Chaetophora* Schrenk

Chaetophora elegans (Roth) Agardh. Printz, 1964 : 194, Tab. LIV, 4—6; Heering, 1914 : 93, fig. 134, 138.

Нити тонкие, погруженные в слизь, образующие скопления в виде подушечек округлой формы. Ветвление дихотомическое. Первичные ветви дают вторичные, более многочисленные вверху. Клетки цилиндрические, 7—12 мкм шир., 15—30 мкм дл. Конечные клетки ветвей более или менее конусовидные (рис. 5).

Новосибирское водохранилище: в обрастаниях коряг на мелководье, июль 1962 г., редко.

Красноярское водохранилище: в обрастаниях мостков у берега в Сисимском заливе, июль 1968 г., единично.

Средний Енисей: в обрастаниях бревна у берега близ д. Прибрежной, сентябрь 1972 г., единично.

Ниже приводятся виды родов *Draparnaldia* и *Aphanochaete* с указанием их местонахождений.

Род *Draparnaldia* Bory

Draparnaldia mutabilis (Roth) Ced. Printz, 1964 : 178. (*Dr. plumosa* Ag., Куксн и др. 1972 : 40).

Обь: в обрастаниях катера, июнь 1959 г., небольшими кустиками.

Draparnaldia glomerata (Vauch.) Agardh. Printz, 1964 : 180. Heering, 1914 : 91, fig. 132.

Верхний Енисей: в обрастаниях гальки ниже г. Красноярска, сентябрь 1972 г., единичными кустиками.

Род *Aphanochaete* A. Br.

Aphanochaete repens A. Br. Heering, 1914 : 128, fig. 182.

Северная часть дельты Енисея: у мыса Мезенина и мыса Сопочная Корга, август 1875 г. (Borge, 1891).

Притоки Енисея (Ангара, Подкаменная Тунгуска, Сисим, Дербино): эпифит на нитях *Cladophora fracta*, июль 1968 г., август 1973 г., единично.

При наблюдении за водорослями сем. *Chaetophoraceae* выявились некоторые особенности их экологии. В частности, распределение зеленых нитчатых водорослей в значительной степени определяется скоростным режимом изучаемых водоемов. Представители рода *Stigeoclonium* (*S. tenue*, *S. lubricum*, *S. variabile*, *S. flagelliferum*) в р. Оби, где летом скорость течения воды составляет около 1 м/с, произрастают на бакенах в медиали реки, в то время как в р. Енисее (особенно на протяжении его среднего течения) они поселяются в прибрежье, характеризующимся средней скоростью течения 0.1—0.2 м/с, и появляются на бакенах только ниже устья Нижней Тунгуски при средней скорости течения 0.5—1.0 м/с. В Новосибирском водохранилище представители рода *Stigeoclonium* вегетируют как на мелководьях, так и на буях в открытых плесах водохранилища в условиях слабой проточности. В Красноярском водохранилище они растут исключительно в прибрежной зоне. Подобная приуроченность рода *Stigeoclonium* к мелководьям отмечена и для некоторых других проточных водоемов (Blum, 1956). Здесь они живут при небольших скоростях течения, являющихся для них, по-видимому, оптимальными, что подтверждается литературными данными, по наблюдениям в природе (Starmach, 1961) и в условиях эксперимента (Hynes, 1970). Постоянное присутствие *Stigeoclonium tenue* в прибрежной зоне Красноярского водохранилища и Среднего Енисея объясняется, возможно, и наличием органических загрязнений, благоприятствующих произрастанию этой водоросли (Fjerdingstad, 1964; McLean, Benson-Evans, 1974).

Выявлено, что *Stigeoclonium tenue* вегетирует в Новосибирском водохранилище со второй половины мая до октября. Максимального обилия достигает в июле—августе при температуре воды 20—22° С, т. е. является «летним» видом (Islam, 1963). Что касается остальных водорослей, ритм их сезонной динамики ввиду слабого количественного развития установить не удалось. Следует отметить, что они, вероятно, являются в достаточной степени эвритермными, так как обитают в Енисее при температуре воды 7—16 и в Новосибирском водохранилище — при 18—22° С.

Относительно избирательности к субстратам представителей сем. *Chaetophoraceae* известно немногое. Ислам (Islam, 1963) указывал, что зеленые нитчатки развиваются на деревянном, каменистом субстрате, опавших древесных листьях и железных предметах.

В Оби, Енисее и их водохранилищах наблюдается довольно строгая приуроченность представителей сем. *Chaetophoraceae* к деревянным субстратам (корягам, бревнам, мосткам), что также было отмечено Прескоттом (Prescott, 1951) для *Stigeoclonium lubricum* и *S. flagelliferum*. Очень редко зеленые нитчатки растут на галечнике, хотя он в прибрежье Енисея обильно населен диатомовыми водорослями. В Красноярском водохранилище зафиксировано развитие *Stigeoclonium tenue* на железных рейках приборов, установленных в прибрежье, что подтверждает мнение о железофильности этого вида (Whitford, 1956).

Сведения о ценотических отношениях видов описываемого семейства с другими водорослями довольно скудны. Бутчер (Butcher, 1932) и Витфорд (Whitford, 1956) выделили в мелких ручьях и реках сообщество

Stigeoclonium+Cocconeis. Блюм (Blum, 1957) отмечал, что в реках *Stigeoclonium tenue*, *Ulothrix zonata*, *Diatoma vulgare* часто выступают как компоненты ценоза. Ислам (Islam, 1963) обнаружил, что *Stigeoclonium*, *Cladophora* и *Oedogonium* или *Stigeoclonium tenue* и *Bacillariophyta* нередко произрастают вместе.

Наблюдения над обрастаниями в Оби и Новосибирском водохранилище показали, что *Stigeoclonium tenue* чаще всего растет вместе с *Lyngbya kuetzingii*, возвышаясь над ее пленками в виде кустиков. Дополнением к названным компонентам являются диатомовые, преимущественно *Diatoma vulgare*, реже *Cymbella prostrata* (в слизистых тяжах). Изредка встречается комплекс *Stigeoclonium tenue*, *Cocconeis pediculus*, *C. placentula*, *Gomphonema olivaceum*.

В Енисее и Красноярском водохранилище стабилен другой ценоз — *Stigeoclonium tenue*, *Ulothrix zonata*, *Cymbella ventricosa*. В редких случаях вместо последнего компонента были *Diatoma vulgare* или *D. hiemale* var. *mesodon*. Нередко можно было наблюдать, что *Stigeoclonium tenue* развивается вместе с диатомовыми водорослями.

Следовательно, в равнинной Оби *Stigeoclonium tenue* произрастает в комплексе с *Lyngbya kuetzingii* и *Diatoma vulgare*, в то время как в полугорном Енисее более постоянен ценоз *Stigeoclonium tenue*, *Ulothrix zonata*, *Cymbella ventricosa*, т. е. компонентами альгоценозов являются широко распространенные аэрофильные водоросли, характерные для данной реки.

ЛИТЕРАТУРА

Грезе В. Н. (1957). Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование. Изв. ВНИОРХ, 41. — Кузьмина А. Е. (1973). Донная водорослевая растительность Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС. В кн.: Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск. — Куксн М. С., Г. Д. Левадная, Т. Г. Попова, Т. А. Сафонова. (1972). Водоросли Оби и ее поймы. В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока, 2 (4). Новосибирск. — Курсанов Л. И., М. М. Забелина, К. И. Мейер, Я. В. Ролл, Н. И. Цешинская. (1953). Определитель низших растений, I. Водоросли. — Левадная Г. Д. (1961). Водоросли грунтов и обрастаний Новосибирского водохранилища в 1957—1958 гг. В кн.: Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища. Новосибирск. — Левадная Г. Д. (1964). Наблюдения над процессом обрастания в водохранилище Новосибирской ГЭС. В кн.: Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск. — Левадная Г. Д. (1970). Водорослевые обрастания в верхней Оби. В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока, 1 (3). Новосибирск. — Левадная Г. Д. (1973а). Микрофитобентос Енисея и водоемов его поймы в зоне затопления Красноярской ГЭС. В кн.: Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск. — Левадная Г. Д. (1973б). Наблюдения над заселенностью водорослями дна Красноярского водохранилища в первый год его наполнения. В кн.: Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск. — Левадная Г. Д. (1975). Фитобентос верхнего Енисея и Красноярского водохранилища. В кн.: Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск. — Левадная Г. Д. (1977). Фитобентос среднего и нижнего Енисея. В кн.: Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск. — Левадная Г. Д., Т. С. Чайковская. (1975). Список водорослей реки Енисей (на участке Абакан—Дивногорск) и Красноярского водохранилища. В кн.: Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск. — Подлипский Ю. И., В. М. Широков. (1975). Гидрологический режим и формирование берегов Красноярского водохранилища в 1967—1970 гг. В кн.: Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск. — Солоневская А. В. (1970). Некоторые данные по водорослевым обрастаниям Оби ниже плотины Новосибирской ГЭС. В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока, 1 (3). Новосибирск. — Blum J. L. (1956). The Ecology of River Algae. Bot. Rev., 22, 5. — Blum J. L. (1957). An Ecological Study of the Algae of the Saline River. Michigan. Hydrobiol., 9 (4). — Borge O. (1891). Et litet bidrag till Sibiriens Chlorophyllophycé-Flora. Bih. Kongl. Svensk. Vetenskaps-Akad. Handl., 17, 2. — Bourrelly P. (1966). Les Algues d'eau douce, 1. Les Algues Vertes. — Butcher R. W. (1932). Notes on the Algae from Beds of Rivers. New Phytologist, 31. — Fjerdingstad E. (1964). Pollution of Streams estimated by Bental Phytomicro-Organisms. Int. rev. hydrobiolog., 49, Heft 1. — Heering W. (1914). *Chlorophyceae*, 3. In: Pascher's Süsswasser-Flora Deutscblands und der Schweiz, Heft 6, Jena. — Hynes H. B. N. (1970). The Ecology of Running Waters. Liverpool. — Islam N. (1961). The genus *Cloniophora* Tiffany. Rev. Algol., 6, 1. — Islam N. (1963). A revision of the genus *Stigeoclonium*. Nova Hedwigia, Heft 10. — Mc Lean R. O., K. Benson-Evans. (1974). The Distribution of *Stigeoclonium tenue* Kütz. in South Wales in Relation to its use an Indicator of Organic Pollution. Brit. Phycol. J., 9, 1. — Prescott G. W. (1951). Algae of the western Great Lakes Area exclusive of Desmids and Diatoms. Cranbrook inst. of sci. Bull., 31. — Printz H. (1964). Die Chaetophoralen der Binnengewässer. Hydrobiol., 24, 1—3. — Starmach K. (1961). Zbiorowisko glonów w potoku Piekielnik koło Jabłonki. Acta hydrobiol., 3, 2—3. — Whitford L. A. (1956). The Communities of Algae in the Springs and Springs Streams of Florida. Ecology, 37 (3).

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 8 VII 1977.

УДК 581.524.342

Р. Р. Кабиров, Р. Г. Минибаев

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

R. R. KABIROV, R. G. MINIBAEV. SOME ASPECTS OF SOIL ALGAE PRODUCTION

Рассмотрены вопросы, связанные с продуктивностью почвенных водорослей. Приведены данные по соотношению численности, биомассы и продукции, а также скорости обновления органического вещества водорослей в почве и величине накапливаемой ими продукции.

Почвенные водоросли участвуют в накоплении и трансформации органического вещества в биогеоценозе. Наиболее информативным критерием, позволяющим оценить вклад различных живых компонентов в баланс органического вещества биогеоценоза, следует считать продукцию, показывающую «степень распределения (изменения) вещества (массы) во времени и пространстве, т. е. накопление или расход вещества на единице площади в единицу времени» (Храмов, 1970, с. 123). В определении продуктивности почвенных водорослей сделаны еще только первые шаги. Получены предварительные данные, показывающие, что водоросли способны синтезировать значительные количества органического вещества, которое активно участвует в протекающих в почве процессах.

По данным Г. А. Базовой (1973), в горах Восточного Памира на площади размером 50×50 см за год накоплено 18.8 г органического вещества водорослей. В пойме р. Вятки годовая продукция корочек *Nostoc commune* составила 29.3—40.3 кг сухого вещества на 1 га (Панкратова, 1973). Продукция водорослей в дерново-подзолистой почве, рассчитанная на основе ежесуточных наблюдений, колебалась в течение трех вегетационных сезонов от 181.2 до 642.0 кг/га в биометрах и от 54.0 до 88.8 кг/га в почве суходольного луга (Домрачева, 1974). По подсчетам Л. Н. Новичковой-Ивановой (1974), продуктивность альгосинузий в межкронных пространствах саксаула достигала в благоприятные периоды 1100 мг/м² в день, а в водорослевых корочках подкронных зон саксаула — 88 мг/м² в день.

Продукция водорослей на снегу в Антарктиде, определенная радиоуглеродным методом, составила 10 мг/м² органического вещества в день (Fogg, 1967). Водоросли, обитающие в поверхностном слое снега и придающие ему красный оттенок, в течение дня за счет фотосинтеза образовывали примерно 3.5 мг углерода органического вещества на 1 м² (Романенко, 1971).

Установление величины продукции почвенных водорослей сопряжено с большими трудностями. В частности, неизвестны скорость воспроизведения водорослей в почве и количество образуемых ими прижизненных выделений, состоящих из органических веществ. Нет разработанных методик для учета выедания водорослей различными альгофагами и т. д. Поэтому в настоящее время продукцию микроорганизмов, в том числе и

водорослей, предложено вычислять на основе многократных наблюдений за колебаниями биомассы на выбранном участке в течение определенного отрезка времени (Аристовская, 1972; Штина, 1972). Величина продукции за исследуемый период определяется суммированием достоверных прибавок биомассы.

Для установления величины накапливаемой продукции мы проводили ежесуточные наблюдения за колебаниями численности и биомассы почвенных водорослей в выщелоченном черноземе на стационарных участках, расположенных на 25-летней залежи и под озимой пшеницей. Исследования проводили в мае 1975 г. в течение 20 дней, а также в сентябре и октябре — в течение 10 дней. Выбор указанных месяцев был связан с тем, что в почве летних проб ввиду ее сильной иссушенности водоросли встречались эпизодически.

Почвенные пробы брали буром рандомизированно в слое 0—5 см. Ежедневно из 80 индивидуальных почвенных проб составляли один усредненный образец, из которого просматривали 10 навесок каждая весом в 1 г. По полученным результатам вычисляли средние значения численности и биомассы. Количественный учет проводили прямым методом на люминесцентном микроскопе МЛ-2. Наряду с подсчетом определяли размер каждой встреченной клетки водоросли. Биомассу вычисляли объемно-расчетным методом (Киселев, 1956). Продукцию определяли суммированием статистически достоверных прибавок биомассы. Достоверность различий между минимальными и последующими максимальными значениями биомассы устанавливали по критерию Фишера.

Величина накапливаемой продукции

В таблице приведены данные по величине продукции, полученные суммированием достоверных прибавок биомассы за исследуемые сроки и в пересчете на один месяц. За один весенний и два осенних месяца вегетационного сезона продукция водорослей в почве залежного участка составила в сумме 486.9 кг органического вещества на 1 га, в том числе синезеленых — 142.5, зеленых и желтозеленых — 192.6, диатомовых — 151.8 кг.

Величина продукции, вычисленная суммированием статистически достоверных приростов биомассы, является заниженной. Не учитывается выедание водорослей почвенными животными, а также часть продукции, которая теряется в виде различного рода прижизненных выделений. Указанные потери могут составить значительную часть продукции, образуемой почвенными водорослями. Так, например, энхитреиды, питаясь только водорослями, способны поедать за год с площади в 1 га 131—140 кг органического вещества (Некрасова, Домрачева, 1972). По данным Фогга (Fogg, 1967), величина прижизненных внеклеточных выделений почвенных водорослей может достигать 10% усвоенного углерода. Экзогенные метаболиты у азотфиксирующих синезеленых водорослей составляют до 50% ассимилированного азота (Штина, Голлербах, 1976).

В связи с вышеизложенным продукция почвенных водорослей, полученная суммированием статистически достоверных прибавок биомассы, по своему содержанию ближе всего к первичной продукции, которую в геоботанике принято называть «учетной» (Работнов, 1962), «абсолютно чистой» (Лавренко, Понятовская, 1967) или «фактически чистой» (Гортинский и др., 1973). Данными терминами обозначается количество органического вещества, синтезированного автотрофами на определенной площади за определенный отрезок времени за вычетом потерь, связанных как с внутренними физиологическими расходами, так и с частичным опадом и потреблением самих продуцентов и их частей различными гетеротрофами.

Соотношение численности, биомассы и продукции

Органическое вещество различных таксонов почвенных водорослей неоднородно по своему химическому составу и, следовательно, играет различную роль в биогеоценозе. Для плодородия почвы наиболее ценным,

Биомасса (Б) и продукция (П) почвенных водорослей в выщелоченном черноземе

Водоросли	Показатели	Варианты и сроки исследования			
		озимая пшеница	залежь		
		май за 20 дней	май за 20 дней	сентябрь за 10 дней	октябрь за 10 дней
Синезеленые	Б		8.4	1.7	
	П		61.2	16.9	
	Б/П		0.14	0.1	
	Время оборота биомассы (дни)		2.7	1.0	
	Продукция за месяц		91.9	50.6	
Зеленые и желтозеленые	Б	6.4	5.5	1.3	6.0
	П	56.0	76.2	3.5	22.6
	Б/П	0.11	0.07	0.37	0.26
	Время оборота биомассы (дни)	2.3	1.5	3.7	2.6
	Продукция за месяц	83.9	114.3	10.6	67.7
Диатомовые	Б	6.6	5.9	3.5	3.3
	П	51.4	40.2	16.7	13.8
	Б/П	0.13	0.15	0.21	0.24
	Время оборота биомассы (дни)	2.6	2.9	2.1	2.4
	Продукция за месяц	77.2	60.4	50.0	41.1
Всего	Б	13.0	19.7	6.5	9.2
	П	107.4	177.6	37.1	36.4
	Б/П	0.12	0.12	0.18	0.25
	Время оборота биомассы (дни)	2.4	2.4	1.8	2.5
	Продукция за месяц	161.1	266.6	111.2	109.1

Примечание. Приводятся средние значения биомассы за исследуемый отрезок времени; биомасса и продукция — в кг/га. Биомасса и продукция синезеленых водорослей в мае и октябре не рассчитывалась, так как численность их была ниже разрешающей способности метода прямого счета.

по-видимому, следует считать органическое вещество синезеленых водорослей вследствие способности некоторых из них фиксировать свободный азот. Интенсивное развитие диатомовых водорослей приводит к накоплению в почве кремнекислоты, которая составляет около 50% сухого вещества диатомей (Болышев, Штина, 1965). Учитывая неоднородность органического вещества, накапливаемого почвенными водорослями, при изучении продуктивности наряду с величиной желательно установить и ее состав.

Мы попытались оценить вклад различных видов и групп в суммарную продукцию почвенных водорослей, накопленную в течение 20 дней на залежном участке и под озимой пшеницей. Идеальным решением данного вопроса было бы установление вклада каждого вида водоросли, обитающей в почве исследуемого участка, в общую продукцию альгосинузии. Однако при работе с люминесцентным микроскопом установить видовую принадлежность клеток трудно. Лишь диатомовые благодаря наличию панциря хорошо распознавались под микроскопом. Во многих случаях не удавалось отличить зеленые водоросли от желтозеленых, поэтому все зеленые вместе с желтозелеными разбили на группы в зависимости от размеров клеток. Было выделено три группы, границы которых устанавливались произвольно.

В первую группу включены наиболее часто встречающиеся в почвенных пробах одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, имеющие размер клеток до 5 мкм, во вторую — от 6 до 9 мкм, в третью — 10 мкм и более.

Рис. 1 показывает соотношение численности, биомассы и продукции почвенных водорослей, рассчитанных на основе ежесуточных наблюдений

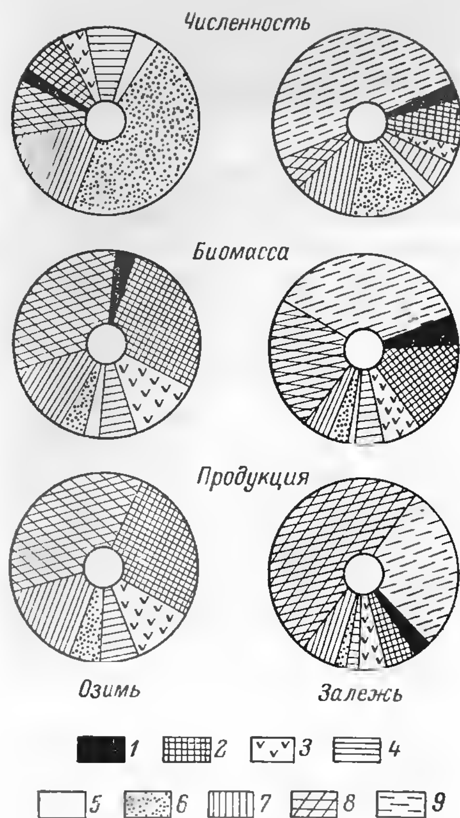


Рис. 1. Соотношение количественных характеристик некоторых видов и групп почвенных водорослей.

Диатомовые: *1* — *Pinnularia borealis*, *2* — *Hantzschia amphioxys*, *3* — *Navicula mutica*, *4* — *N. mutica* var. *cohnii*, *5* — мелкие *Navicula*, зеленые и желтозеленые, размер клеток, мкм: *6* — 2—5, *7* — 6—9, *8* — 10 мкм и более; *9* — синезеленые. Численность, биомасса и продукция отдельных видов и групп водорослей даны в процентах от суммарной величины.

(с 11 по 30 мая 1975 г.) на залежном участке и под озимой пшеницей.

В почве под озимой пшеницей по численности зеленые и желтозеленые водоросли (70.5%) преобладали над диатомовыми (29.5%). По биомассе они различались незначительно (соответственно 50.8 и 49.2%), а продукция зеленых и желтозеленых водорослей была несколько выше (56.8%), чем у диатомовых (43.2%).

Основной вклад (42.7%) в численность водорослей на участке под озимой пшеницей внесли мелкие одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли размером до 5 мкм. Биомасса данной группы составила всего 6.2, а продукция — 3.3%. На долю крупных водорослей (размером 10 мкм и более) приходилось немногим больше одной десятой части общей численности, тогда как по биомассе и продукции — около одной трети суммарных значений. Среди диатомовых по численности преобладала мелкоклеточная форма *Navicula mutica* var. *cohnii*, по биомассе и продукции — крупноклеточные виды, такие как *Hantzschia amphioxys* и *Navicula mutica*.

Несовершенство методики не позволило учесть продукцию почвенных водорослей при отсутствии достоверных прибавок биомассы. Этим объясняется и отсутствие данных, показывающих величину продукции у *Pinnularia borealis* и мелких диатомовых при наличии показателей по их численности и биомассе. Данные водоросли за исследуемый период в почве встречались эпизодически и в небольших количествах, поэтому все отмеченные увеличения биомассы были недостоверными. Отсутствие видимых скачков биомассы может сочетаться с высокой продуктивностью, если скорость утилизации органического вещества водорослей будет равна или близка скорости ее образования. В таком случае в почве накапливалось бы значительное количество пустых панцирей *Pinnularia borealis* и мелких диатомовых, что нами не отмечено. Следовательно, указанные водоросли существенного вклада в продукцию альгосинузии не вносили.

В почве залежного участка наряду с диатомовыми, зелеными и желтозелеными водорослями обнаружены и синезеленые, на долю которых приходилось свыше половины численности и примерно третья часть всей продукции и биомассы (рис. 1).

Скорость обновления органического вещества

Величина биомассы дает представление о потенциальных запасах вещества и энергии, накопленных сообществом к данному моменту за тот или иной период. Показателем динамичности биомассы является ее

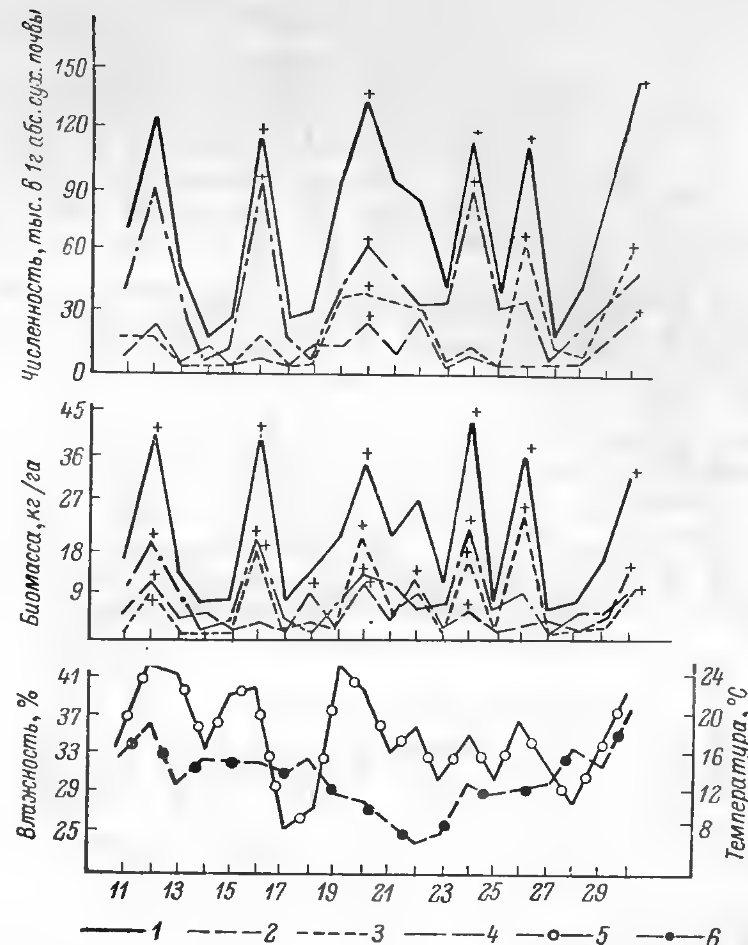


Рис. 2. Ежесуточная динамика водорослей в почве залежного участка (с 11 по 30 мая).

Здесь и на рис. 3 крестиком отмечены достоверные различия между минимальными и последующими максимальными значениями численности и биомассы. *1* — все водоросли, *2* — диатомовые, *3* — зеленые и желтозеленые, *4* — синезеленые, *5* — влажность, *6* — температура.

оборачиваемость. В среднем полное обновление биомассы суши происходит за 200 лет (Ковда, 1969).

Органическое вещество, накапливаемое почвенными водорослями, обладает высокой мобильностью. Количество его в течение небольшого промежутка времени может резко возрастать и столь же стремительно падать. При ежесуточных наблюдениях за колебаниями численности и биомассы водорослей в мае на залежном участке за 20-дневный период было отмечено 5 достоверных увеличений общей численности. В некоторых случаях число клеток возрастало за сутки более чем в 5 раз (рис. 2). За тот же срок отмечалось 6 статистически достоверных возрастаний биомассы. Максимальный суточный прирост биомассы составил около 33 кг/га. В почве озимого поля с 11 по 30 мая отмечены статистически достоверные подъемы общей численности — 3, биомассы — 4 (рис. 3). На данном участке в течение суток наблюдалось 15-кратное увеличение числа клеток и 7-кратное — биомассы. Сходные результаты получены и другими авторами. Л. И. Домрачева (1974) в дерново-подзолистой почве отмечала 7-кратное возрастание биомассы водорослей за сутки. Многократное увеличение массы водорослей за сутки наблюдала Г. И. Маркова (1976) в почве под ксерофильной растительностью.

Данные ежесуточных учетов биомассы и числа клеток показывают, что количество водорослей изменяется в значительных пределах даже в течение небольшого отрезка времени. Наибольшая амплитуда суточных

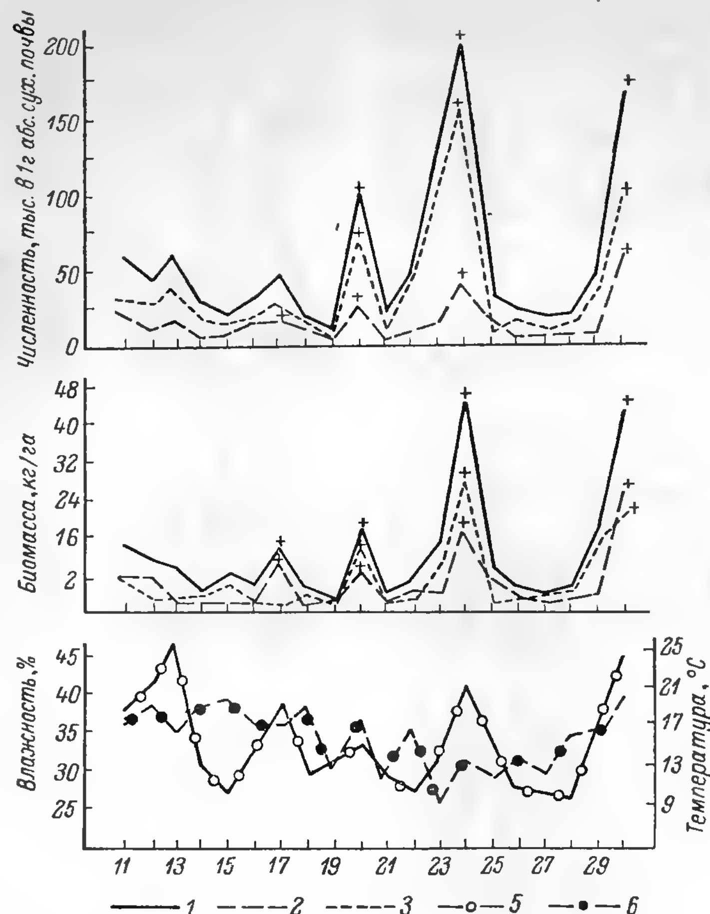


Рис. 3. Ежесуточная динамика водорослей в почве под озимой пшеницей (с 11 по 30 мая).

1—6 — то же, что на рис. 2.

колебаний численности и биомассы, как правило, отмечалась у зеленых и желтозеленых, а наименьшая амплитуда — у диатомовых (рис. 2 и 3).

Биомасса почвенных водорослей в течение вегетационного сезона неоднократно обновляется. О скорости ее обновления судят по некоторым косвенным показателям, одним из которых является время генерации. По нашим расчетам, выполненным по формуле

$$g = \frac{t \lg^2}{\lg B - \lg b},$$

(где g — время генерации, t — время нарастания численности за период, B — максимальная численность, b — минимальная численность за период), предложенной М. В. Ивановым (1955) для определения времени генерации у бактерий, время генерации для водорослей выщелоченного чернозема изменяется от 3 до 31 часа.

Скорость обновления органического вещества почвенных водорослей можно охарактеризовать отношением среднего значения биомассы к накопленной за исследуемый период продукции B/P (Одум, 1975). Выраженное в единицах времени, данное отношение показывает время оборота или полного обновления биомассы. Для организмов с коротким жизненным циклом (бактерии, водоросли, простейшие) время оборота будет небольшим по сравнению с организмами, имеющими продолжительный жизненный цикл (кустарники, деревья, позвоночные). Время обновления биомассы, вычисленное для водорослей выщелоченного чернозема, колебалось

от 1 до 4 дней, т. е. в течение этих дней биомасса водорослей в почве полностью обновлялась.

При сопоставлении времени оборота биомассы различных групп почвенных водорослей нетрудно заметить, что наиболее сильным колебаниям оно подвержено у зеленых и желтозеленых и меньше изменяется у диатомовых (см. таблицу). Объяснение указанного явления, вероятно, следует искать в изменении видового состава. Видовой состав зеленых и желтозеленых водорослей был подвержен значительным изменениям в течение года, в то время как флора диатомовых оставалась сравнительно постоянной.

Весной и осенью время оборота биомассы почвенных водорослей отличается незначительно, однако весной величина обновляющейся биомассы почти в 2 раза больше по сравнению с осенью. Следовательно, весной скорость обновления биомассы водорослей в почве выше, чем осенью.

Резюмируя все вышеизложенное, следует отметить, что продукция наряду с численностью и биомассой является важным показателем степени развития почвенных водорослей в биогеоценозах. Водоросли способны образовывать значительные количества органического вещества, активно участвующего в почвенных процессах, о чем свидетельствует высокая скорость его обновления. Экологические условия и особенности видового состава оказывают влияние на суммарную продукцию водорослевых сообществ, определяя ее качественную неоднородность.

ЛИТЕРАТУРА

Аристовская Т. В. (1972). Теоретические аспекты проблемы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. В кн.: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л. — Базова Г. А. (1973). Почвенные водоросли Восточного Памира. Автореф. канд. дис. Душанбе. — Болышев Н. Н., Э. А. Штина. (1965). Роль биологического фактора в образовании солонцов. Agrokemia es Talajtan, 14, Suppl., Budapest. — Гортинский Г. Б., А. В. Калинина, В. М., Понятовская. (1973). К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности. В кн.: Проблемы биогеоценологии. М. — Домрачева Л. И. (1974). Почвенные водоросли как продуценты органического вещества и их значение в трофических связях почвенных организмов. Автореф. канд. дис. М. — Иванов М. В. (1955). Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. Микробиол., 24, 1. — Киселев И. А. (1956). Методы исследования планктона. В кн.: Жизнь пресных вод СССР, 4, 1. М.—Л. — Ковда В. А. (1969). Проблема биологической и хозяйственной продуктивности суши. В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л. — Лавренко Е. М., В. М. Понятовская. (1967). Основные вопросы изучения биологической продуктивности наземных растений и их сообществ. Бот. ж., 52, 11. — Маркова Г. И. (1976). Динамика развития синезеленой водоросли *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom. в группировке шибляка (миндальника эфемерово-ячменного). Бот. ж., 61, 3. — Некрасова К. А., Л. И. Домрачева. (1972). Значение изучения почвенных животных при количественном учете почвенных водорослей. В кн.: Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1974). Динамика альгосинузий саксаульников Юго-Восточных Каракумов. В кн.: Динамика микробиологических процессов в почве и обусловливающие ее факторы, 1. Таллин. — Одум Ю. (1975). Основы экологии. — Панкратова Е. М. (1973). Фиксация атмосферного азота синезелеными водорослями в природных условиях. Бот. ж., 58, 3. — Работнов Т. А. (1962). Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах. В кн.: Проблемы ботаники, 4. М.—Л. — Романенко В. И. (1971). О фотосинтезе водорослей в красном снегу на Памире. Биология внутр. вод. Информ. бюлл., 2. — Храмов А. А. (1970). О терминах и понятиях системы продуктивности. Раст. ресурсы, 6, 1. — Штина Э. А. (1972). Биомасса водорослей в почве и методы ее определения. В кн.: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л. — Штина Э. А., М. М. Голлербах. (1976). Экология почвенных водорослей. — Fogg G. E. (1967). Observations on the snow algae of the South Orkney Islands. Philos. Trans. Roy. Soc. London, B252.

Башкирский государственный педагогический институт,
Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 14 XI 1977.

УДК 582.29 (571.65)

М. П. Андреев

ЛИШАЙНИКИ СТАЦИОНАРА «АБОРИГЕН» (ТЕНЬКИНСКИЙ РАЙОН МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ)

M. P. ANDREEV. THE LICHENS OF RESEARCH STATION «ABORIGEN» (TENKIN DISTRICT OF THE MAGADAN REGION)

Кратко описаны физико-географические условия и растительность окрестностей стационара, находящегося в верхнем течении р. Колымы. Упомянуты основные лишайниковые группировки. Дан список лишайников, насчитывающий 92 вида, 45 из них впервые отмечены в этом районе. В списке указаны местонахождения и субстрат произрастания лишайников. Обсуждаются находки 5 наиболее интересных видов: *Cladonia alaskana*, *C. kanewskii*, *C. libifera*, *C. pseudostellata*, *Parmelia borisorum*.

В июне—августе 1976 г. на стационаре «Абориген» Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР работал полевой отряд института. В программу его работы входило, в частности, картирование растительности окрестностей стационара. С этой целью сотрудником лаборатории ботаники В. Звезденко было сделано некоторое число геоботанических описаний и собраны лишайники к ним. Сборы были определены нами весной 1977 г. в лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Образцы хранятся в гербарии этой лаборатории. Так как сбор лишайников производился для составления геоботанических описаний, то в коллекции в основном представлены кустистые и листоватые лишайники, и список, безусловно, не может считаться полным для данного района. Но тем не менее он представляет некоторый интерес в связи с малой изученностью лихенофлоры Северо-Востока СССР.

Стационар «Абориген» расположен на границе Тенькинского и Ягоднинского районов, в 100 км к северу от пос. Усть-Омчуг, в окрестностях пос. Сибиктелах, примерно на 62° с. ш. и 150° в. д. Территория, на которой были собраны лишайники, находится на левобережье р. Колымы в южной части хребта Большой Анначаг, в окрестностях пика Абориген (2586 м над ур. м.).

Хребет Бол. Анначаг является одним из хребтов горной цепи Черского на ее границе с Охотско-Колымским нагорьем. Хребты, среднегорные и низкогорные пространства этой территории имеют сглаженные очертания склонов, нечетко выраженные следы деятельности древних ледников. Сложены они осадочными и изверженными породами (Шило, 1970). В связи со значительными колебаниями относительных высот многие речные долины имеют горный характер и местами представляют собой узкие скалистые ущелья (Михайлов, 1961). Плоскогорные участки расположены на высоте от 400 до 1200 м над ур. м., большая часть среднегорных массивов занимает ярус от 800—1000 до 2000—2200 м.

По Клюкину (1970), стационар «Абориген» находится в зоне климата хвойных лесов. Для нее характерны достаточное увлажнение с отдельными засушливыми периодами, умеренно теплое лето, снежная зима, значительная жесткость погоды. Снежный покров, как правило, рыхлый и равномерный, причем в долине р. Колымы климат резко континентальный (средняя температура января ниже —32°, средняя температура июля — 14—16°). Среднее годовое количество осадков достигает в окрестностях стационара 300—400 мм, причем около $^2/_3$ всего количества приходится на теплый период года.

Растительность окрестностей стационара весьма разнообразна и интересна. Осевые части горных гряд заняты каменистыми осыпями и скалистыми обнажениями, покрытыми эпилитными лишайниками. Это зона каменистых пустынь. В этом поясе из листоватых лишайников доминируют *Parmelia centrifuga*, *P. separata*, *P. taractica*, *P. stygia* и виды *Umbilicaria*, из кустистых — *Stereocaulon wrightii* и *Sphaerophorus fragilis*. Все они, а также виды родов *Lecidea*, *Rhizocarpon* и другие накипные лишайники почти полностью покрывают камни. Здесь также много *Haematomma lapponicum*. Ниже, в предгольцовом поясе, среди каменистых осыпей развиваются фрагменты горно-арктических кустарничково-мохово-лишайниковых и лишайниковых тундр. Для лишайниковых тундр наиболее характерны сообщества кустистых лишайников *Alectoria ochroleuca*, *A. nitidula*, *Cornicularia divergens* с большой примесью *Cetraria nivalis*, *C. nigricans*, *Asahinea chrysantha*. Здесь же в укрытых местах встречаются участки луговинных тундр, а в особенно сильно заснеженных — нивальные сообщества из *Cetraria delisei* и представителей рода *Stereocaulon*. Особый пояс образует кедровый и ольховый стланики — пояс крупнокустарниковых тундр, наиболее распространенной ассоциацией которого является кедровниковая лишайниковая тундра. В лишайниковой синузии этой тундры доминируют виды родов *Cladina*, *Stereocaulon* и *Cetraria cucullata*. Им сопутствуют *Cladonia coccifera C. pleurota*, *C. gonecha*, *C. amaurocraea*. Тот же набор видов встречается в горных кедровниковых лиственничниках, которые занимают большую часть территории района. Среди них преобладают кедровниково-лишайниковые и кедровниково-моховые лиственничные редколесья. По шлейфам гор и по надпойменным террасам с хорошим дренажем развиваются лишайниковые лиственничники с напочвенным покровом почти исключительно из *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, а в долине ручьев — кустарничково-зеленомошные лиственничные леса. В избыточно увлажненных местах развиваются осоково-пушицевые лиственничные редколесья и реже — кустарничково-сфагновые. И в тех, и в других сообществах довольно много лишайников. Это *Cetraria laevigata*, *Cladonia amaurocraea*, *C. ecmocyna*, *C. lepidota*, *C. subfurcata*, *C. verticillata*, а также виды рода *Peltigera*. В лесу и в тундре на стволах лиственницы и кедрового стланика доминируют *Hypogymnia physodes* и *Cetraria pinastri*, которым сопутствуют представители рода *Parmeliopsis* и *Lecanora chlarona*. В низменных частях надпойменных террас распространены ивняковые и ольховые заросли и березово-лиственничные леса. В окрестностях стационара встречаются также болота с *Icmadophila ericetorum* на сфагнах, *Siphula ceratites* в лужицах и с *Cladonia kanewskii* и *C. nipponica* в более сухих местах; остепненные участки с *Parmelia omphalodes* и *P. saxatilis* на склонах гор и многочисленные гари с некоторыми видами *Peltigera*. И в тундре, и в тайге встречаются такие распространенные, но никогда не доминирующие виды, как *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Masonhalea richardsonii*, *Cetraria tilesii*, *Sphaerophorus globosus*, *Cladonia cornuta*, *C. gracilis*, *Solorina crocea*.

Таким образом, лишайниковая растительность занимает видное место в окрестностях стационара.

В наиболее полном опубликованном списке лишайников Северо-Востока (Локинская, 1970) для районов верховий р. Колымы значится только 47 видов, из них в нашем списке не представлены 9. По сборам Звезденко мы определили 92 вида, 45 из них впервые отмечены в этом районе. Некоторые из этих видов представляют значительный интерес.

Так, например, *Cladonia alaskana* отмечалась ранее только с Аляски и из Канады (Ahti, 1973), а в СССР — из района Дудинки и с Нижней Тунгуски (Гербарий БИНа). Как выяснилось, в районе стационара этот вид довольно широко распространен.

Cladonia kanewskii — северо-притихоокеанский вид, известный из Японии, Южной Кореи, с о. Сахалин, Камчатки, Чукотки, Аляски и с оз. Байкал (Ahti, 1973), недавно обнаруженный также в МНР (Ahti, 1976); не был до сих пор найден в приохотской части Магаданской обл.

Cladonia pseudostellata — близкий к *C. uncialis* вид, известный из Японии, с Аляски (Krog, 1968) и с Чукотки (Гербарий БИНа), также был обнаружен в этом районе.

Примечательны два якутских вида: *Cladonia libifera*, описанная Савичем (1965) по сборам Тюлиной с р. Хандыги и до сих пор нигде более

не найденная, и *Parmelia borisorum*, известная только из Якутии (Рассадина, 1971).

Южная часть Магаданской обл. является необычайно интересной с точки зрения лихенологии, так как обнаруживает флористические связи с Северной Америкой, Японией и Якутией. Уже определение одних только макролишайников показывает перспективность этого района для изучения его в лихенологическом плане.

Список лишайников окрестностей стационара «Абориген»

Alectoria minuscula (Hoffm.) Massal. — Горная, кустарничково-лишайниковая тундра, в расщелине скал, 14 VII 1976. — На почве.

A. nidulifera Norrl. — Горная тундра, 24 VIII 1976. — На камне.

A. nitidula (Th. Fr.) Vain. — Кедровостланиковый, кустарничково-лишайниковый лиственничник на плато, 30 VII 1976; лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине сопки, 19 VII 1976. — На почве.

A. ochroleuca (Hoffm.) Massal. — Лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине сопки, 19 VII 1976; горная кустарничково-лишайниковая тундра, 15 VII 1976; лишайниковая тундра, 28 VI 1976. — На почве.

Asahinea chrysantha (Tuck.) W. Culb. et C. Culb. — Разреженный кедровостланиковый лиственничник на плато, 30 VII 1976; лишайниковый лиственничник в нижней части склона, 24 VIII 1976. — На почве.

Candelariella vitellina (Ehrh.) Müll. Arg. — Горная тундра, 17 VII 1976. — На почве.

Cetraria andrejevii Oxn. — Горная кустарничково-осоково-мохово-лишайниковая тундра, 17 VII 1976. — На почве.

C. cucullata (Bellardi) Ach. — Разреженный кустарничково-лишайниковый лиственничник на склоне, 21 VIII 1976. — На почве.

C. delisei (Bory) Th. Fr. — Заросли кустарников в пойме ручья, 1 VII 1976; сырая мохово-лишайниковая горная тундра, 17 VII 1976; пойменный голубично-березковый лиственничник, 25 VIII 1976; зарастающий галечник, 19 VII 1976. — На почве.

C. hepatizon (Ach.) Vain. — Горная кустарничково-лишайниковая тундра, 14 VII 1976. — На почве.

C. juniperina (L.) Ach. — Кустарничково-моховой лиственничник на склоне, 24 VIII 1976. — На древесине.

C. laevigata Rassad. — Кустарничково-мохово-лишайниковый кедровниковый лиственничник на склоне, 21 VIII 1976; каменисто-щебнистый склон, 13 VIII 1976; кустарничково-осоково-мохово-лишайниковая тундра, 17 VII 1976. — На почве.

C. nigricans (Retz.) Nyl. — Лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине сопки, 19 VII 1976. — На почве.

C. nivalis (L.) Ach. — Кустарничково-осоково-лишайниковый лиственничник на делювиальном шлейфе, 19 VII 1976. — На почве.

C. pinastri (Scop.) S. Gray. — Кустарничково-мохово-лишайниковый долинный лиственничник, 20 VII 1976. — На древесине.

C. tilesii Ach. — Кедровник с лиственницей на вершине сопки, 19 VII 1976. — На почве.

Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb. — Горный лиственничник на склоне северной экспозиции, 14 VIII 1976; кедровник с лиственницей, 21 VIII 1976. — На почве.

C. mitis (Sandst.) Hale et W. Culb. — Кедровниковый лиственничник на плато, 19 VII 1976; заросли кустарников в пойменном лиственничнике, 23 VIII 1976. — На почве.

C. rangiferina (L.) Harm. — Лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине сопки, 19 VII 1976; пойменный лиственничник, 23 VIII 1976; густой кустарниковый бруснично-мохово-лишайниковый лиственничник, 21 VII 1976. — На почве.

C. stellaris (Opiz) Brodo. — Горная тундра, 16 VII 1976; разреженный лишайниковый кедровник, 15 VII 1976. — На почве.

Cladonia alaskana Evans. — Кустарниковый лиственничник, 21 VII 1976; кедровниковый лишайниковый редкостойный лиственничник на склоне, 21 VII 1976; лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине, 19 VII 1976; разреженный кедровник на щебнистой осыпи, 30 VII 1976. — На почве.

C. amaurocraea (Flk.) Schaer. — Разреженный лиственничник на каменистом склоне, 13 VIII 1976; кедровниковый кустарничково-пушицево-мохово-лишайниковый лиственничник, 9 VIII 1976; кустарниково-кустарничково-лишайниково-моховой лиственничник, 30 VII 1976; кустарничково-осоково-мохово-лишайниковая горная тундра, 17 VII 1976; кедровниковый лишайниковый редкостойный лиственничник, 21 VII 1976; крупнощебнистая осыпь, 10 VIII 1976. — На почве.

C. bacillaris (Ach.) Nyl. — Кустарничково-моховой лиственничник, 9 VIII 1976. — На почве.

C. botrytes (Hagen) Willd. — Кустарниковый лишайниковый лиственничник, 24 VII 1976. — На гнилой древесине.

C. carneola (Fr.) Fr. — Кустарничково-осоково-лишайниковый лиственничник, 29 VII 1976. — На почве.

C. cenotea (Ach.) Schaer. — Горная тундра, 15 VII 1976; кедровниковый кустарничково-лишайниково-моховой лиственничник на пологом склоне, 25 VII 1976. — На почве.

C. chlorophaea (Flk.) Spreng. — Кустарниковый лиственничник, 21 VII 1976; остепненный склон, 24 VII 1976. — На почве.

C. coccifera (L.) Willd. — Кедровниковый лиственничник на плато, 19 VII 1976; лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине сопки, 19 VII 1976. — На почве.

C. coniocraea (Flk.) Spreng. — Пойменный лиственничник, 23 VIII 1976. — На гнилой древесине.

C. cornuta (L.) Hoffm. — Кустарниковый лиственничник, 21 VII 1976; пойменный лиственничник, 16 VIII 1976; лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине, 19 VII 1976; заросли кустарников в разреженном влажном лиственничнике, 23 VIII 1976; кустарничково-осоково-мохово-лишайниковая горная тундра, 23 VII 1976. — На почве.

C. digitata (L.) Hoffm. — Кедровниковый кустарничково-мохово-лишайниковый лиственничник, 19 VII 1976. — На почве.

C. ecmocyna (Ach.) Nyl. — Горная тундра, 15 VII 1976; кедровниковый кустарничково-лишайниково-моховой лиственничник, 24 VIII 1976; пушицевая кочкарная тундра у озера, 19 VIII 1976; разреженный лиственничник в долине ручья, 9 VIII 1976. — На почве.

C. furcata (Huds.) Schrad. — Мохово-лишайниковый лиственничник, 14 VIII 1976. — На почве.

C. fimbriata (L.) Fr. — Кустарничковый лиственничник по ручью, 24 VIII 1976; остепненный склон, 24 VII 1976. — На почве.

C. gonecha (Ach.) Asah. — Рододендроновая горная тундра, 19 VIII 1976. — На почве.

C. gracilis (L.) Willd. — Кедровниковый кустарничково-мохово-лишайниковый лиственничник, 25 VII 1976. — На почве.

C. elongata (Jacq.) Hoffm. — Горная тундра, 15 VII 1976. — На почве.

C. kanewskii Oxn. — Горная тундра, заболоченный участок, 16 VII 1976; пушицево-кочкарная тундра у озера, 19 VIII 1976; сфагновый лиственничник, 11 VIII 1976. — На почве.

C. lepidota Nyl. — Лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине, 19 VII 1976; лишайниковый лиственничник в нижней части склона, 14 VIII 1976; заросли кустарников в пойменном лиственничнике, 23 VIII 1976. — На почве.

C. libifera Sav. — Заросли кустарников по ручью, 23 VII 1976. — На почве.

C. macrophylla (Schaer.) Stenh. — Лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине, 19 VII 1976; кедровниково-кустарничково-моховой лиственничник, 24 VIII 1976. — На почве.

C. nipponica Asah. — Горная тундра, 17 VII 1976; кедровниковый лиственничник на плато, 30 VII 1976; лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине, 19 VII 1976. — На почве.

C. phyllophora Hoffm. — Каменисто-щебнистый склон, 13 VIII 1976; кустарниково-кустарничковый лиственничник на речной террасе, 21 VII 1976. — На почве.

C. pleurota (Flk.) Schaer. — Лишайниковый лиственничник, 24 VII 1976; кустарниковый кустарничково-лишайниково-моховой лиственничник, 30 VII 1976; разреженный лиственничник на каменистом склоне, 13 VIII 1976; лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине, 19 VII 1976; горная тундра, 15 VII 1976. — На почве.

C. pseudostellata Asah. — Кедровниковый багульниково-моховой лиственничник, 24 VIII 1976; долинная тундра, 15 VII 1976; горная тундра, у ручья, 19 VIII 1976. — На почве.

C. pyxidata (L.) Hoffm. — Разреженный лиственничник на каменистом северном склоне, 13 VIII 1976; кустарниковый лиственничник, 21 VII 1976. — На почве.

C. subfurcata (Nyl.) Arnold. — Кустарниково-кустарничково-сфагновый лиственничник на пологом склоне, 27 VII 1976; горная тундра, заболоченный участок, 18 VII 1976; пушицевый лиственничник в пойме, 19 VII 1976; кустарничково-лишайниковый кедровник, 17 VIII 1976. — На почве.

C. subulata (L.) Wigg. — Кустарниковый лиственничник, 21 VII 1976.— На почве.

C. uncialis (L.) Wigg. — Кедровниковый лиственничник на плато, 19 VII 1976; заросли кустарников по ручью, 23 VII 1976. — На почве.

C. verticillata (Hoffm.) Schaer. — Кедровниковый лишайниковый лиственничник на склоне, 21 VII 1976; лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине, 19 VII 1976. — На почве.

Cornicularia divergens Ach. — Лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине, 19 VII 1976; горная кустарничково-лишайниковая тундра на плато, 15 VII 1976. —На почве.

Dactylina arctica (Hook.) Nyl. — Кустарничково-осоково-мохово-лишайниковая горная тундра, 17 VII 1976. — На почве.

D. ramulosa (Hook.) Tuck. — Горная тундра, 7 VII 1976. — На почве.

Haematomma lapponicum Räs. (=*H. ventosum* (L.) Massal. f. *lapponicum* Räs.) — Остепененный склон, 3 VII 1976. Реакция сердцевины у наших образцов: P—, K—. — На камне.

Hypogymnia bitteri (Lynge) Ahti. — Кустарничково-моховой лиственничник на склоне, 24 VIII 1976. — На древесине.

H. intestiniformis (Vill.) Räs. — Горная кустарничково-лишайниковая тундра, 14 VII 1976. — На камне.

H. physodes (L.) Nyl. — Кедровниковый кустарничковый лиственничник на склоне, 29 VII 1976. — На древесине.

Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr. — Разреженный лиственничник, 21 VIII 1976. — На мхах.

Lecanora chlarona (Ach.) Nyl. — Кустарничково-мохово-лишайниковый лиственничник в долине, 20 VII 1976. — На древесине.

Masonhalea richardsonii (Hook. in Richardson) Kärnef. (=*Cetraria richardsonii* Hook.). — Осоково-лишайниково-моховая тундра, 17 VII 1976; кустарничково-лишайниковая горная тундра на плато, 14 VII 1976. — На почве (не прикреплен).

Parmelia borisorum Oxn. — Остепненный склон, 3 VII 1976. — На камне.

P. centrifuga (L.) Ach. — Кедровник с лиственницей на каменистом склоне, 21 VIII 1976; лишайниковый лиственничник в нижней части склона, 24 VIII 1976. — На камне.

P. omphalodes (L.) Ach. — Заросли кустарников по ручью, 23 VII 1976. — На почве.

P. saxatilis (L.) Ach. — Лиственничник на склоне, 20 VII 1976. — На почве и валежнике.

P. separata Th. Fr. — Горная кустарничково-лишайниковая тундра на плато, 15 VII 1976; кедровниково-кустарничково-лишайниковый лиственничник на плато, 30 VII 1976; горелый лиственничник, 10 VIII 1976. — На камнях и валежнике.

P. septentrionalis (Lynge) Ahti. — Кустарничково-мохово-лишайниковый лиственничник в долине, 20 VII 1976. — На древесине.

P. stygia (L.) Ach. — Кедровниково-кустарничково-лишайниковый лиственничник, 19 VII 1976. — На камне.

P. sulcata Th. Tayl. — Кедровниковый багульниково-моховой лиственничник, 24 VIII 1976. — На почве.

P. taractica Krempelh. — Крупнощебнистая осыпь, 10 VIII 1976. — На камне.

Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl. — Лиственничник на склоне, 20 VII 1976. — На древесине.

P. hyperopta (Ach.) Arnold. — Заросли кустарников по ручью, 23 VII 1976; пойменный лиственничник, 23 VIII 1976. — На древесине.

Peltigera aphthosa (L.) Willd. — Кедровник на каменистом склоне, 13 VIII 1976; кедровниковый кустарничково-лишайниковый лиственничник на склоне, 21 VIII 1976. — На почве.

P. canina (L.) Willd. — Пойменный лиственничник, 1 VII 1976; остепненный склон, 24 VII 1976. — На почве.

P. erumpens (Th. Tayl.) Vain. — Бруснично-лишайниковый горелый лиственничник, 27 VII 1976. — На почве.

P. horizontalis (Huds.) Baumg. — Сырая мохово-лишайниковая горная тундра, 17 VII 1976; разреженный лиственничник на каменистом склоне, 13 VII 1976. — На почве.

P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln. em. Dombr. — Кустарниковый лиственничник, 21 VII 1976; заросли кустарников во влажном лиственничнике в пойме ручья, 23 VIII 1976. — На почве.

P. malacea (Ach.) Funck. — Пойменный лиственничник, 23 VIII 1976; кедровниковый лишайниковый редкостойный лиственничник на склоне, 21 VII 1976. — На почве.

P. polydactyla (Neck.) Hoffm. — Кедровниковый багульниково-моховой лиственничник, 24 VIII 1976. — На почве.

P. scabrosa Th. Fr. — Кедровниковый кустарничково-лишайниковый лиственничник на склоне, 21 VIII 1976. — На почве.

P. spuria (Ach.) DC. — Горелый лиственничник, 10 VIII 1976. — На почве.

P. rufescens (Weis.) Humb. — Горелый лиственничник, 10 VIII 1976. — На почве.

Siphula ceratites (Wahlenb.) Fr. — Заболоченный участок горной тундры, 16 VII 1976. — На почве.

Solorina crocea (L.) Ach. — Горная тундра, 3 VIII 1976. — На почве.

Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain. — Мохово-лишайниковый лиственничник на склоне, 14 VIII 1976. — На почве.

S. fragilis (L.) Pers. — Кустарниковая горная тундра, 7 VII 1976; кустарничково-лишайниковая горная тундра, 14 VII 1976. — На камне.

Stereocaulon alpinum Laur. — Осоково-лишайниково-моховая горная тундра, 17 VII 1976; зарастающий галечник, 19 VII 1976; лишайниковый кедровник с лиственницей на вершине, 19 VII 1976. — На почве.

S. paschale (L.) Fr. — Кустарниково-кустарничково-лишайниково-моховой лиственничник, 30 VII 1976; лишайниковый лиственничник, 24 VIII 1976. — На почве.

S. tomentosum Fr. — Заросли кустарников в разреженном лиственничнике, 23 VIII 1976; пойменный лиственничник, 23 VIII 1976. — На почве.

S. wrightii (Tuck.) Nyl. — Каменисто-щебнистый склон, 23 VII 1976. — На камне.

Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach. ex Schaer. — Горная тундра, 21 VII 1976. У наших образцов слоевище от P приобретает оранжевую окраску. — На почве.

Umbilicaria hyperborea (Ach.) Hoffm. — Кедровниковый лиственничник на плато, 19 VII 1976. — На камне.

U. mühlenbergii (Ach.) Tuck. — Горная тундра, 24 VIII 1976. — На камне.

Пользуемся случаем выразить глубокую благодарность сотрудникам лаборатории лихенологии БИНа Н. С. Голубковой и И. И. Макаровой за большую помощь в обработке материала, а также доктору Т. Ахти (Финляндия), проверившему определение некоторых образцов.

ЛИТЕРАТУРА

Клюкин Н. К. (1970). Климат. В кн.: Север Дальнего Востока. Владивосток. — Локинская М. А. (1970). Наиболее распространенные виды лишайников на Северо-Востоке СССР. В кн.: Водоросли и грибы Западной Сибири и Дальнего Востока, 1 (3). Новосибирск. — Михайлов Н. И. (1961). Физическая география Сибири и Дальнего Востока, ч. 3. Северо-Восточная Сибирь. — Рассадина К. А. (1971). Сем. *Parmeliaceae*. В кн.: Определитель лишайников СССР, I. — Савич В. П. (1965). Новый вид из рода *Cladonia*. Нов. сист. низш. раст., 2. — Шило Н. А. (1970). Рельеф и геологическое строение. В кн.: Север Дальнего Востока. Владивосток. — Щербаков И. П. (1975). Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск. — Ahti T. (1973). Taxonomic notes on some species of *Cladonia*, subsect. *Unciales*. Ann. Bot. Fennici, 10. — Ahti T. (1976). The lichen genus *Cladonia* in Mongolia. Journ. Jap. Bot., 51, 12. — Krog H. (1968). The Macrolichenes of Alaska. Norsk Polarinstitutt skrifter, 144. — Thomson J. W. (1967). The lichen genus *Cladonia* in North America.

Ленинградский государственный университет.
Получено 16 XII 1977.

УДК 581.8.84 : 632.51 : 632.95

А. Н. Михно, Ф. Л. Калинин, Л. А. Лесневич

АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ, ИНДУЦИРУЕМЫЕ ПИКЛОРАМОМ В РАСТЕНИЯХ *ACROPTILON PICRIS* (PALL.) FISCH. ET MEY.

A. N. MIKHNO, F. L. KALININ, L. A. LESNEVICH. ANATOMICAL CHANGES INDUCED BY PICLORAM IN PLANTS OF *ACROPTILON PICRIS* (PALL.) FISCH. ET MEY.

Исследован характер влияния высокоактивного гормонального соединения 4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновой кислоты (пиклорам) на анатомическую структуру надземных органов и корневую систему растений горчака розового. Хлораминопиколиновая кислота наиболее активно затрагивает процессы дифференциации камбиальных клеток и биогенеза клеточной оболочки.

В результате указанных нарушений тормозится формирование сосудисто-проводящей системы, стимулируется изодиаметрическое растяжение клеток в активно растущих тканях, но вместе с этим подавляется образование вторичной оболочки, а также происходит ее деструкция в дифференцированных тканях.

4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновая кислота (пиклорам, тордон-22К), несмотря на свою уникальную структуру, обладает четко выраженным ауксинным действием, характерным для соединений типа 2,4-Д (Hamaker et al., 1963; Eisinger, More, 1971).

Пиклорам свободно передвигается в акропетальном и базипетальном направлениях по ксилеме и флоэме, а также медленно детоксицируется в растительных тканях, что позволяет использовать его в качестве эффективного средства уничтожения глубокоукореняющихся, корнеотпрысковых сорняков, каким, в частности, является горчак розовый (Мордовец, Назаренко, 1971; Груздев, Попов, 1974; Абрамова и др., 1977).

Аккумулируясь в активно метаболизирующих, растущих тканях и органах (Reid, Hurtt, 1969; Scott, Morris, 1970), пиклорам усиливает прокамбиальную активность и вызывает разрушение мезофилла листьев (Scifres, McCarty, 1968), стимулирует деление клеток камбия и перицикла (Kreps, Alley 1967; Fisher et al., 1968), дезорганизует клеточное деление корневой меристемы, нарушает полярность растяжения (Михно и др., 1972а, б) и дает другие формативные эффекты.

Вопросы влияния препаратов хлораминопиколиновой кислоты на анатомическую структуру растений *A. picris* исследованы крайне недостаточно (Таршис, 1972).

Нами изучен характер и степень анатомических изменений в различных надземных и подземных органах *A. picris*, индуцируемых воздействием летальных концентраций 4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновой кислоты.

Материал и методика

В полевых условиях куртины *A. picris* f. *virens* Bornm. в фазе бутонизации опрыскивали тордоном-22К в концентрации 1 кг/га. Для анатомических исследований через 5 и 10 дней после обработки отбирали образцы листьев и стеблей, а через 3 и 12 месяцев — различные типы корней. Материал фиксировали смесью Карнуа, постоянные препараты изготовляли согласно принятым методам (Паушева, 1970), срезы окрашивали с использованием реакции Шифф-йодная кислота на полимерные углеводы (Дженсен, 1965). Микрофотографирование проводили на микроскопе МБИ-6 камерой «Киев» (увел. 70).

Результаты и их обсуждение

Листья боковых побегов *A. picris* имеют довольно четко выраженную изолатеральную структуру, характерную для растений ксерофитного типа. Однослойная, мелкоклеточная, не содержащая хлоропластов эпидерма листьев покрыта волнистой кутикулой. Клетки верхней и нижней эпидермы одинакового размера, округлой формы, с тонкими оболочками; лишь в клетках, расположенных по краям листа, эпидермальные стенки несколько утолщены.

Устьица сосредоточены преимущественно на абаксиальной стороне листовой пластинки, а их замыкающие клетки расположены практически на одном уровне с эпидермальными. Листья с обеих сторон густо покрыты однорядными, многоклеточными волосками, и, кроме этого, по краям пластинки на поверхности боковых жилок формируются многоклеточные в основании короткие волоски.

Хлорофиллоносная паренхима состоит из 5—7 слоев палисадных клеток: сильно вытянутых, с хорошо развитой системой межклетников в кроющих листьях и плотносомкнутых, короткоцилиндрических — в верхушечных листьях боковых побегов.

Крупные жилки обычно включают центральный и два боковых коллатеральных сосудисто-проводящих пучка, окруженных несколькими слоями окаймляющей паренхимы. Ксилема приурочена к морфологически верхней части жилки и состоит из широкопросветных, тонкостенных сосудов.

Центральная жилка с обеих сторон армирована трех-четырехслойной уголковопластинчатой колленхимой, расположенной непосредственно под эпидермой, а к флоэме, кроме того, прилегает тяж колленхиматозной склеренхимы.

Фитотоксическое действие хлораминопиколиновой кислоты на растения горчака розового проявляется сравнительно быстро, и уже через несколько часов после обработки обнаруживаются эпинастии верхушечной части стебля, а затем скручивание и хлороз листьев. Нашими исследованиями не выявлено активации прокамбия и разрушения мезофилла листа хлораминопиколиновой кислотой, отмеченные некоторыми авторами на других растениях. Происходят главным образом увеличение

поперечных размеров и изгибание оболочек клеток обкладки сосудисто-проводящих пучков. Особенно серьезным нарушениям подвергается пластидный аппарат клетки: уменьшается количество хлоропластов, значительная часть их деформируется и располагается по всему объему клетки, накапливаются полимерные углеводные продукты, дающие интенсивную реакцию с реактивом Шиффа.

Стеблю *A. picris* свойственно первичное, пучковое строение (рис. 1, *А*, см. вклейку). Однослойная, с немногочисленными устьицами эпидерма покрыта сравнительно толстой кутикулой. Наряду с однорядными многоклеточными волосками в большом количестве представлены также железистые волоски.

Наружная кора включает 5—6 слоев хлорофиллоносных клеток, которые на гранях прерываются колленхимой, а остальная часть коровой паренхимы состоит из тонкостенных изодиаметричных клеток. Сердцевина, как правило, уже в середине стебля в значительной степени разрушается, образуя полость. Проводящая система включает 12—18 коллатеральных сосудисто-волокнистых пучков, расположенных по кругу в один ряд и разделенных четырех-восьмислойными межпучковыми зонами. Ксилема в основном представлена широкопросветными с утолщенными стенками сосудами, а флоэма состоит из ситовидных трубок, часть которых заполнена светло-бурым полимерным веществом, не растворимым в полярных и неполярных растворителях. По всей вероятности, это соединение представляет собой запасной углевод горчака розового — инулин.

В проводящих пучках к флоэме прилегают тяжи толстостенной склеренхимы, в то время как со стороны ксилемы они совсем маломощные и формируются главным образом лишь в нижней части стебля. В дифференцирующихся сосудисто-волокнистых пучках обработанных пиклорамом растений *A. picris* обычно тормозится процесс формирования склеренхимной обкладки и часто наблюдаются разрушения вторичной оболочки клеток склеренхимы в сформировавшихся пучках нижней части стебля. Одновременно с этим замедляется дальнейшая дифференциация продуцируемых прокамбием пучка клеток в элементы флоэмы и ксилемы (рис. 1, *Б*). Клетки коры и сердцевины верхушки стебля подвергаются активному растяжению в поперечном направлении, и при этом у них формируются более тонкие оболочки, дающие менее интенсивную окраску с реактивом Шиффа.

Корневая система горчака розового гетерогенна по морфоанатомическому строению и функциональной роли составляющих ее типов корней. В подземной части стебля мощные открытые коллатеральные пучки со склеренхимной обкладкой или колленхиматозной склеренхимой разделены очень узкими межпучковыми зонами. Сердцевина сильно деформирована разросшимися пучками (рис. 2, *А*, см. вклейку). Кора, пронизанная многочисленными масляными каналами, состоит из клеток неправильной формы, разного размера с довольно крупными межклетниками.

При действии 4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновой кислоты пролиферативная активность клеток пучкового камбия несколько усиливается, однако их превращение в элементы сосудисто-проводящей системы заметно задерживается (рис. 2, *Б*). Аналогичная картина наблюдается в корневых отпрысках, развивающихся из почек возобновления, где образуется сплошное кольцо недифференцированных прокамбиальных клеток, а кроме этого, стимулируются поперечное растяжение и закладка дополнительных продольных перегородок в клетках коровой паренхимы.

В трех-четырехлетних корневищах не обработанных растений сосудисто-проводящие пучки сильно сближены, разграничены двух-трехслойными сердцевинными лучами, сердцевина практически отсутствует, четко различимы годичные кольца ксилемы с хорошо развитой паренхимой.

Хлораминопиколиновая кислота тормозит процесс утолщения оболочек механической ткани и вызывает деструкцию стенок в ранее сформированных склеренхимных обкладках пучка, нарушает дальнейшую дифференциацию продуцируемых камбием клеток.

В горизонтальных корнях, на которых сосредоточена основная масса почек регенерации, проводящая система представлена ди-, три-полиархными центральными цилиндрами, в которых ксилема состоит из сосудов, а также паренхимы.

Пиклорам в заметной степени нарушает формирование клеточных оболочек ксилемы и коры, а с другой стороны — способствует образованию дополнительных поперечных оболочек в ксилемных сосудах.

Во всасывающих корешках контрольных вариантов размеры коры значительно превосходят сосудисто-проводящий цилиндр и клетки ее расположены правильными концентрическими и радиальными рядами (рис. 3, *А*, см. вклейку). При воздействии хлораминопиколиновой кислотой стимулируется клеточное растяжение и одновременно тормозится биосинтез компонентов клеточной стенки, уменьшается ее толщина. С течением времени коровая паренхима сморщивается, разрушается, прекращая свое нормальное функционирование (рис. 3, *Б*).

Таким образом, наиболее существенные анатомические изменения 4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновая кислота индуцирует прежде всего в органах и тканях *A. picris*, находящихся в состоянии активного роста и развития. Выражаются эти гистологические изменения в торможении дифференциации клеток, продуцируемых прокамбием и камбием, а также стимуляции растяжения оболочек в одних тканях и деструкции вторичной стенки — в других, что соответствующим образом отрицательно сказывается на нормальной жизнедеятельности растительного организма и в конечном итоге приводит к летальному исходу.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова К. А., Т. Д. Панасюк, Е. А. Никанорова. (1977). Устойчивость тордона-22К в почве и последействие на культурные растения. Химия в сельском хозяйстве, 3. — Груздев Г. С., В. Г. Попов. (1974). Эффективность пиклорама в борьбе с горчаком ползучим. Изв. ТСХА, 5. — Дженсен У. (1965). Ботаническая гистохимия. — Михно А. Н., В. К. Мусияка, Ф. Л. Калинин. (1972а). Митотическая активность клеток в условиях торможения роста 4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновой кислотой. Цитология и генетика, 6. — Михно А. Н., В. К. Мусияка, Ф. Л. Калинин. (1972б). Характер гистологических нарушений, вызываемых гербицидом тордон-22К в зонах активного роста гороха. Химия в сельском хозяйстве, 10. — Мордовец А. А., Г. И. Назаренко. (1971). Эффективность тордона-101 против горчака ползучего. Химия в сельском хозяйстве, 9. — Паушева З. П. (1970). Приготовление постоянных микротомных препаратов. В кн.: Практикум по цитологии растений. М. — Таршис Г. И. (1972). Анатомо-гистохимический контроль за эффективностью приемов борьбы с многолетними сорняками. Сельскохоз. биол., VII, 2. — Eisinger W. R., D. J. More. (1971). Growth-regulating properties of picloram 4-amino-3,5,6-trichloropicolinic acid. Canad. J. Bot., 49, 6. — Fisher D. A., D. E. Bayer, T. E. Weier. (1968). Morphological and anatomical effects of picloram on *Phaseolus vulgaris*. Bot. Gaz., 129, 1. — Hamaker J. W., H. Johnston, R. T. Martin, C. T. Redemann. (1963). Picolinic acid derivative: a plant growth regulator. Science, 141, 3578, 363. — Kreps L. B., H. P. Alley. (1967). Histological abnormalities induced by picloram on Canada thistle roots. Weed Sci., 15, 1. — Reid C. P. P., W. Hurtt. (1969). Translocation and distribution of picloram in bean plant associated with nastic movements. Plant physiol., 44, 10. — Scifres C. T., M. K. McCarty. (1968). Reaction of Western ironweed leaf tissue to picloram. Weed Sci., 16, 3. — Scott P. C., R. O. Morris. (1970). Quantitative distribution and metabolism of auxin herbicides in roots. Plant physiol., 46, 5.

Получено 24 V 1977.

Институт физиологии растений
АН УССР,
Киев.

УДК 581.19 : 582.998

Ю. С. Смирнов

АКТИВНОСТЬ ПОЛИФЕНОЛОКСИДАЗЫ У РАСТЕНИЙ *HELIANTHUS ANNUUS* L. *(COMPOSITAE)* ПРИ ОБОГАЩЕНИИ СРЕДЫ МИКРОЭЛЕМЕНТАМИ

YU. S. SMIRNOV. ACTIVITY OF POLYPHENOLOXYDASA IN PLANTS *HELIANTHUS ANNUUS* L. (*COMPOSITAE*), WHEN ENRICHING THE ENVIRONMENT WITH TRACE ELEMENTS

Исследовано влияние высоких концентраций никеля, хрома и бора на активность полифенолоксидазы в развивающихся листьях, гипокотилях, семядолях и корнях подсолнечника. Обнаружено, что тератогенные концентрации микроэлементов вызывают возрастание активности изучавшегося энзима. Полученные данные являются косвенным доказательством увеличения уровня окисленных фенолов (хинонов) и служат подтверждением высказанного ранее предположения (Смирнов, Крупникова, 1978; Школьник и др., 1978), что ответная реакция растений на обогащение среды микроэлементами, проявляющаяся в торможении ростовых процессов, индукции тератологических изменений и в конечном счете гибели видов, малоустойчивых к гипердозам микроэлементов обусловлена накоплением в растениях аномальных метаболитов не только фенольной, но и хиноидной природы.

Микроэлементы являются лимитирующим фактором среды не только при их недостатке, но и при избытке. Известны многочисленные биогеохимические провинции, в которых мы встречаемся с естественным загрязнением среды — высоким содержанием микроэлементов, чаще всего тяжелых металлов и бора. Но есть еще более опасное, так называемое техногенное, или антропогенное, загрязнение окружающей среды, вызванное деятельностью человека и связанное с выбросом в атмосферу огромных количеств промышленных отходов и выхлопных газов двигателей различного рода транспорта, содержащих тяжелые металлы — свинец, кадмий, ртуть, медь, цинк, никель, хром и др. Эти выбросы поглощаются растениями и отрицательно влияют на их жизнедеятельность и продуктивность.

В настоящее время в связи с большим интересом, который проявляется к проблеме охраны среды, приобретает актуальное значение познание интимных механизмов, лежащих в основе повреждающего действия антропогенных загрязнителей, в том числе микроэлементов, на растения. Изучение этой проблемы представляет большой интерес также в связи с имеющимися фактами индукции мутантных и тератоморфных растений, произрастающих в условиях естественного и антропогенного загрязнения окружающей среды микроэлементами.

При изучении и объяснении физиологических причин тератологических изменений у растений в последнее время большое значение исследователями придается роли фенолов и их окисленных производных (Школьник, 1974; Смирнов, Крупникова, 1978; Школьник и др., 1978). Экспериментально показав возможность индукции тератологических изменений не только фенолами, но и хинонами, М. Я. Школьник, Ю. С. Смирнов и Д. И. Стом (1978) выдвинули гипотезу о том, что в основе появления тератологических изменений у растений под влиянием любого тератогена лежит общий механизм — образование в тканях растений токсических количеств фенолов и их окисленных производных (хинонов).

Предположение о том, что никель благоприятствует окислению фенолов в растительной ткани, было высказано более 15 лет тому назад (Forsyth, 1962). Несмотря на это, до сих пор отсутствуют экспериментальные работы, посвященные изучению влияния этого микроэлемента на содержание хинонов или активность полифенолоксидазы. В литературе отсутствуют также данные, свидетельствующие об окислении фенолов в тканях растений, произрастающих в условиях обогащения среды хромом и бором.

Придавая большое значение роли окисленных фенолов (хинонов)

в инициации процесса тератогенеза, мы исследовали влияние тератогенных концентраций никеля, хрома и бора на активность полифенолоксидазы, повышение которой является одним из косвенных доказательств усиления окисления фенолов, т. е. их перехода в хиноидную форму.

Методика

Объектом исследования служили растения *Helianthus annuus* сорт ВНИИМК 8931. Недельные проростки в течение 3 суток выращивали в вегетационном домике в условиях водной культуры и естественного освещения на питательном растворе Кнопа с оптимальным содержанием бора (0.5 мг/л), после чего проростки переносили на среду, обогащенную микроэлементами. Никель вносили в среду в виде сернокислой соли ($NiSO_4 \cdot 7H_2O$) из расчета 2.5 мг Ni/л, хром — в виде окиси хрома (CrO_3) из расчета 2.5 мг Cr/л и бор — в виде борной кислоты (H_3BO_3) из расчета 40 мг B/л. Контрольные растения на протяжении всего опыта выращивали на растворе Кнопа с оптимальной дозой бора.

Полифенолоксидазную активность определяли иодометрическим методом, основанном на окислении аскорбиновой кислоты полифенолоксидазой в присутствии пирокатехина (Михлин, Броновицкая, 1949).

Статистическая обработка полученных данных проведена методом вычисления стандартной ошибки и доверительных интервалов средних арифметических величин с помощью таблицы (Стрелков, 1966).

Результаты и обсуждение

В таблице приведены результаты изучения полифенолоксидазной активности в развивающихся листьях проростков подсолнечника, испытывающего воздействие тератогенных концентраций микроэлементов никеля, хрома и бора.

Влияние тератогенных концентраций Ni, Cr и B на активность ПФО в листьях подсолнечника

Вариант опыта	Продолжительность выращивания растений, дни		Активность ПФО (мл 0.01 н. KIO_3/г сырого веса)	
	без микроэлементов	с микроэлементами	$M \pm m$	Дг
Контроль	6	0	17.8±0.1	17.6÷18.0
Ni	3	3	21.6±0.3	20.0÷22.2
Cr	3	3	29.0±0.4	27.5÷30.5
B	3	3	19.5±0.3	18.4÷20.6
Контроль	7	0	14.5±0.1	14.2÷14.8
Ni	3	4	33.2±0.3	31.7÷34.7
Cr	3	4	34.1±0.9	30.3÷37.9
B	3	4	19.0±0.0	19.0÷19.0
Контроль	8	0	15.2±0.4	14.0÷16.4
Ni	3	5	41.6±1.4	35.5÷47.7
Cr	3	5	44.4±2.0	35.7÷53.1
B	3	5	28.2±1.8	20.6÷35.8
Контроль	9	0	21.0±1.6	19.4÷22.6
Ni	3	6	44.4±1.4	38.3÷50.5
Cr	3	6	45.8±1.1	40.3÷50.3
B	3	6	29.8±0.4	28.3÷31.3
Контроль	10	0	31.2±0.7	29.3÷33.1
Ni	3	7	32.2±0.8	30.0÷34.4
Cr	3	7	60.6±1.1	56.0÷65.2
B	3	7	38.2±0.4	36.7÷39.7
Контроль	13	0	42.6±1.7	37.9÷47.3
Ni	3	10	31.2±1.3	27.5÷34.9
Cr	3	10	56.8±1.3	53.1÷61.5
B	3	10	59.6±1.1	56.5÷62.7

Примечание. Дг — доверительные границы среднего арифметического.

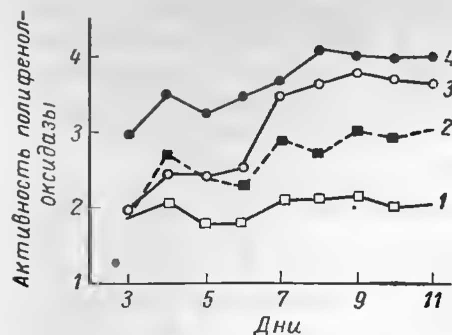


Рис. 1. Активность ПФО (мл 0.01 н. KIO_3/г сырого веса) в корнях контрольных и опытных растений подсолнечника.

Здесь и на рис. 2 и 3: *1* — контроль, *2* — B, *3* — Ni, *4* — Cr. *На оси абсцисс* — продолжительность воздействия микроэлементами.

Представленные данные свидетельствуют о том, что тератогенные дозы изучаемых микроэлементов повышают активность полифенолоксидазы (ПФО). Исключение составляют данные по активности ПФО в листьях 10- и 13-дневных растений, выращиваемых на среде с избытком никеля: у первых активность ПФО не отличалась от контрольных растений, а у вторых она даже уменьшалась. Это связано с тем, что в данном случае мы анализировали листья с ярко выраженными признаками токсичности, практически накануне их гибели, у которых имели место, по-видимому, общее патологическое нарушение обмена веществ и выпадение вследствие некроза отдельных участков ткани.

Согласно данным, представленным на рис. 1 и 2, полифенолоксидазная активность в корнях и гипокотилях контрольных растений на целый порядок ниже, чем в листьях. Тератогенные концентрации никеля, хрома или бора благоприятствовали окислению фенолов и в этих органах, вызывая возрастание активности ПФО. Избыток никеля или хрома приводил к повышению активности ПФО и в семядолях, а избыток бора не оказывал на нее никакого влияния (рис. 3). Нам трудно в данный момент объяснить причину такого отсутствия реакции фермента в семядолях на обогащение среды бором.

При рассмотрении данных, представленных в таблице и на рис. 1—3, видно, что наиболее благоприятствовал окислению фенолов хром: активность ПФО у растений под влиянием избытка Cr была более высокой, чем в растениях, испытывающих действие гипердоз Ni и B. Бор оказывал наименьшее влияние.

Обнаруженное под влиянием тератогенных доз Ni, Cr и B увеличение активности ПФО в разных органах растений подсолнечника является косвенным доказательством накопления в его тканях окисленных фенолов (хинонов).

Приведенные данные подтверждают высказанное ранее предположение (Смирнов, Крупникова, 1978; Школьник и др., 1978), согласно которому

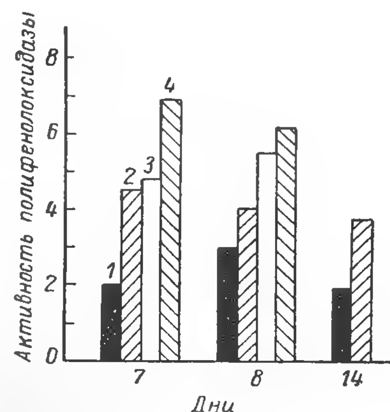


Рис. 2. Активность ПФО (мл 0.01 н. KIO_3/г сырого веса) в гипокотилях подсолнечника.

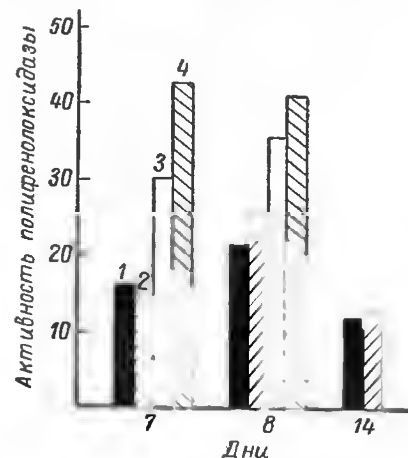


Рис. 3. Активность ПФО (мл 0.01 н. KIO_3/г сырого веса) в семядолях подсолнечника.

реакция растений на действие высоких доз микроэлементов, проявляющаяся в торможении ростовых процессов, индукции тератологических изменений и в конечном счете гибели видов, малоустойчивых к гипердозам микроэлементов, обусловлена накоплением в их тканях так называемых аномальных метаболитов не только фенольной, но и хиноидной природы. Повышение концентрации этих веществ в тканях ведет к серьезным функциональным и структурным нарушениям в клетке, в том числе синтеза нуклеиновых кислот (Кукушкина, Дедерер, 1976), макромолекулярной структуры ДНК (Одинцова и др., 1976), структурной целостности хромосом и митотической активности (Крогулевич, Стом, 1969; Amor, Ali, 1969), т. е. повреждает те процессы и структуры, которые непосредственно причастны к росту и морфогенезу растений.

ЛИТЕРАТУРА

Крогулевич Р. Е., Д. С. Стом. (1969). О действии хиноидных и фенольных аналогов радиотоксинов на хромосомный аппарат. Радиобиология, 9, 4. — Кукушкина Г. В., Л. Ю. Дедерер. (1976). Торможение синтеза РНК пропилгаллатом в РНК-полимеразной системе. Тез. III Всесоюзн. симпоз. по фенол. соед., Тбилиси, 148. — Михлин Д. М., З. С. Броновицкая. (1949). Иодометрический метод определения полифенолоксидазы и пероксидазы. Биохимия, 14, 4. — Одинцова С. П., Н. А. Захарова, Г. П. Троицкая. (1976). К вопросу о механизме взаимодействия синтетических фенолов с биомакромолекулами (ДНК). Тез. III Всесоюзн. симпоз. по фенол. соед., Тбилиси, 154. — Смирнов Ю. С., Т. А. Крупникова. (1978). Влияние тератогенных концентраций никеля на содержание индолилуксусной кислоты и активность ИУК-оксидазы в растениях *Helianthus annuus* L. (*Compositae*). Бот. ж., 63, 5. — Стрелков Р. Б. (1966). Метод вычисления стандартной ошибки и доверительных интервалов средних арифметических величин с помощью таблицы. — Школьник М. Я. (1974). Общая концепция физиологической роли бора. Физиол. раст., 21, 1. — Школьник М. Я., Ю. С. Смирнов, Д. И. Стом. (1978). Тератологические изменения у растений, индуцируемые фенолами. Бот. ж., 63, 5. — Amor S. M., E. M. Ali. (1969). Cytological effects of pesticides. IV. Mitotic effects of some phenols. Cytologia, 34, 4. — Forsyth F. R. (1962). Inhibition by nickel of the respiration and development of established infections on Thatcher wheat caused by *Puccinia recondita* Rob ex Desm. Can. J. Bot., 40, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 III 1978.

УДК 537.533.35 : 582.26

И. М. Балонов

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *SPINIFEROMONAS* TAKAHASHI (*CHRYSOPHYTA*)

I. M. BALONOV. ELECTRON MICROSCOPIC STUDY OF THE GENUS *SPINIFEROMONAS* TAKAHASHI (*CHRYSOPHYTA*)

С помощью электронного микроскопа найдены 8 видов и форм нового для флоры СССР рода *Spiniferomonas*. Из них 1 вид и 1 форма являются новыми для науки. Приведены данные по экологии водорослей этого рода. Применение электронного микроскопа позволило уточнить и дополнить диагнозы видов.

В 1959 и 1961 гг. Такахаши (Takahashi, 1959, 1961) описал кремниевые чешуйки и шипики, найденные при электронномикроскопическом изучении планктона прудов Японии. Идентифицировать их в то время автор не смог. На основании дальнейших исследований Такахаши пришел к выводу, что наблюдаемые им фрагменты принадлежат новому для науки роду, который был им назван *Spiniferomonas* (Takahashi, 1973). В той же работе, опубликованной в феврале 1973 г., он описал 7 видов этого рода (*S. bourrellii*, *S. abei*, *S. bilacunosa*, *S. trioralis*, *S. crucigera*,

S. conica и *S. alata*), привел их рисунки и фотографий, сделанные с помощью светового и электронного микроскопов.

В апреле того же года независимо от Такахаши Асмунд (Asmund, 1973) описала новый вид *Chrysosphaerella parva* на материале из озер Фарерских о-вов. Однако он настолько отличался от ранее известных видов рода *Chrysosphaerella* Laut., объединяющего лишь колониальные формы, что автору пришлось дополнить диагноз рода, введя в него признак одноклеточности.

Кристиансен (Kristiansen, 1975a) перевел *Chrysophaerella parva* Asmund в синоним *Spiniferomonas bilacunosa* Takahashi. Сопоставление данных Такахаши и Асмунд с материалами наших исследований показало, что *Ch. parva* неправомерно относить в качестве синонима лишь к одному из видов рода *Spiniferomonas*. Диагноз и рисунок *Ch. parva*, сделанные Асмунд, отражают признаки нескольких видов рода *Spiniferomonas* и не могут быть с уверенностью идентифицированы с каким-либо одним из них. По работе Такахаши эти виды идентифицированы нами как *S. bilacunosa* и *S. abei*. Это не удалось сделать Кристиансену, вероятнее всего вследствие того, что в его материале *S. abei* отсутствовал. В связи с приоритетом Такахаши описанный Асмунд вид не может служить базионимом и должен быть сведен в синонимику этих двух видов.

Позднее виды рода *Spiniferomonas* были найдены в Дании и Британской Колумбии (Kristiansen, 1975а, б, в), США (Wujek et al., 1975), Нидерландах (Wujek, Veer, 1976), что показало широкую распространенность этих водорослей.

Водоросли этого рода мы впервые обнаружили в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1974 г. (Балонов, 1977). Изучение представителей рода *Spiniferomonas* проводилось на материале, собранном нами в 1968—1978 гг. в болотах, прудах, озерах и реках Ярославской, Калининской, Вологодской, Пермской и Ленинградской областей, водохранилищах волжского каскада, дельте р. Волги, озерах и реках Карелии и Латвии. Кроме того, нами были обработаны пробы, собранные ранее на реках Волге и Шексне Г. В. Кузьминым, озерах Эстонии — Р. А. Лаугасте, озерах Большеземельской тундры — М. В. Гецен, Серебрянском водохранилище — Т. А. Чекрыжевой, Ладожском озере — Е. Л. Башкатовой и в рыбоводных прудах Челябинской обл. — М. И. Ярушиной. За предоставленные пробы выражаю благодарность всем упомянутым лицам.

Для подготовки проб к электронной микроскопии применялись разработанные нами ранее методы (Балонов, Кузьмин, 1974; Балонов, 1975, 1976). Изучение кремниевых чешуек и шипиков, составляющих панцирь клетки, проводилось на чешском электронном микроскопе Тесла-BS-613.

В результате нашего исследования выяснилось, что виды рода *Spiniferomonas* встречаются обычно единично с середины апреля до конца ноября (т. е. в течение всего вегетационного периода) в водоемах всех типов трофности с активной реакцией среды 5.8—8.4, цветностью 10—190° и температурой 0—22°, хотя и предпочитают нейтральные довольно

Некоторые экологические показатели условий обитания видов рода *Spinifermonas*

Вид	pH	Температура, °C	Цветность, °
S. bourrellii	6.8—7.4	13.2—20.4	15—190
S. abei	6.8—8.0	0.4—21.0	20—110
S. bilacunosa	6.0—7.5	6.0—17.8	10—80
S. cornutus	7.4—8.3	18.6—21.0	15—20
S. trioralis	5.8—8.4	0.2—22.0	10—190
f. *cuspidata*	7.5—8.0	1.5—21.4	—
S. conica	6.0—7.6	6.8—16.5	25—80
S. alata	6.5	22.0	100

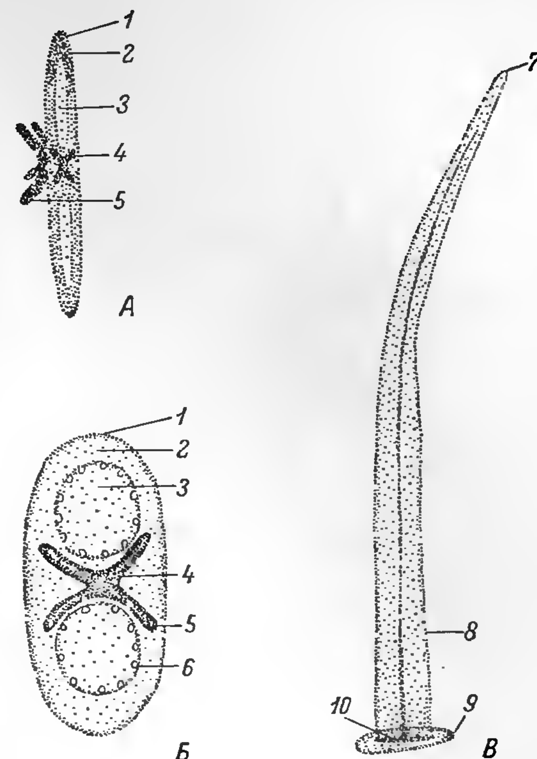


Рис. 1. *Spiniferomonas crucigera* Takahashi. Схема строения чешуйки и шипика.

А — чешуйка (вид сбоку, под углом), *Б* — чешуйка (вид сверху), *В* — шипик. *1* — наружная кромка, *2* — краевая область, *3* — углубление, *4* — перемычка, *5* — папилярный вырост, *6* — пора, *7* — апикальный конец, *8* — грань, *9* — базальный диск, *10* — основание.

холодные воды с умеренной цветностью.

Наиболее широким экологическим спектром в пределах рода *Spiniferomonas*, по нашим наблюдениям, обладает вид *S. trioralis* (см. таблицу). Он отмечен как в кислых (pH 5.8), так и в щелочных (pH 8.4) водах и переносит температуру от 0.2 до 22.0°.

Наибольшая численность водорослей этого рода (250 тыс. кл/л) была зарегистрирована в середине мая 1975 г. (температура 13.2°, цветность 35°, pH 6.8) в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища, где биомасса их достигала 12.7 мг/м³.

Систематика рода базируется в основном на особенностях морфологии чешуек и шипиков, видимых в электронный микроскоп. Мы приводим рисунки этих фрагментов, относящихся к одному виду — *S. crucigera*: на них видны все основные морфологические детали, фигурирующие в определительной таблице и диагнозах видов (рис. 1).

Род *Spiniferomonas* Takahashi 1973 : 76.

Клетки одиночные, свободно плавающие. Жгутиков — два, главный — перистый и длинный, боковой — гладкий и короткий. Хроматофор один, бледно-золотисто-коричневый, без пиреноидов, стенкоположный. В нижней части клетки сократительная вакуоль одна, реже две. Там же нередко находятся и капли лейкозина. Ядро располагается в центральной части клетки или ближе к переднему концу. Перипласт покрыт панцирем из плотно расположенных многочисленных кремниевых чешуек. Чешуйки от округлых до удлиненно-эллиптических с одним-тремя углублениями в центральной части и более или менее развитой краевой областью. Иногда поверхность их орнаментирована ребрами и перфорирована мелкими порами. Шипиков от трех до нескольких десятков. Они плоские, трубчатые или трехгранные, с заостренными, закругленными, зубчатыми, а иногда бичевидными апикальными концами и хорошо развитыми базальными дисками. Цисты эндогенные, шаровидные.

Тип рода *S. bourrellii* Takahashi (рис. 2, *А*).

Определительная таблица составлена на основании литературных и собственных материалов и включает все известные в настоящее время виды этого рода.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SPINIFEROMONAS* TAKAHASHI

I. Чешуйки на каждой клетке только одного плана строения.

1. Чешуйки с одним центральным углублением. Папилярные выросты отсутствуют.

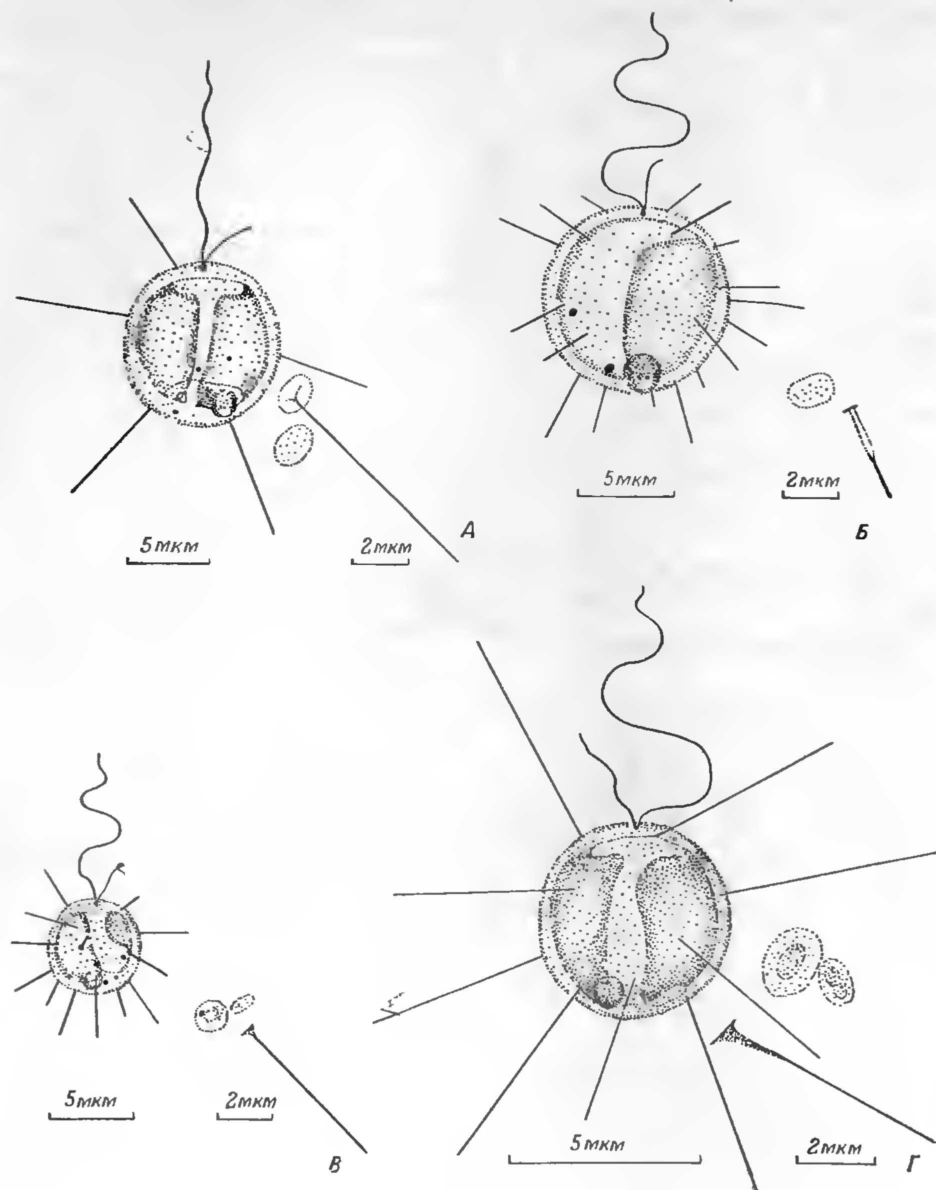


Рис. 2.

А — *S. bourrellii* Takahashi, *Б* — *S. abei* Takahashi, *В* — *S. bilacunosa* Takahashi, *Г* — *S. cornutus* Balonov sp. nov., *Д* — *S. trioralis* Takahashi, *Е* — *S. conica* Takahashi, *Ж* — *S. alata* Takahashi.

А. Шипы полые.
- а. Основание шипа воронковидное . . . . . . *S. conica* (7)
- б. Основание шипа дисковидное . . . . . . *S. bourrellii* (1)

Б. Шипы сплошные.
- а. Шипы плоские, иногда частично свернутые у основания . . . . *S. abei* (2)
- б. Шипы трехгранные.
  - α. Апикальный конец шипа острый. Шипы конические . . . . *S. trioralis* (5)
  - β. Апикальный конец шипа с тремя зубцами . *S. alata* (8)

2. Чешуйки с двумя углублениями и четырьмя папилярными выростами . . . . *S. crucigera* (6)

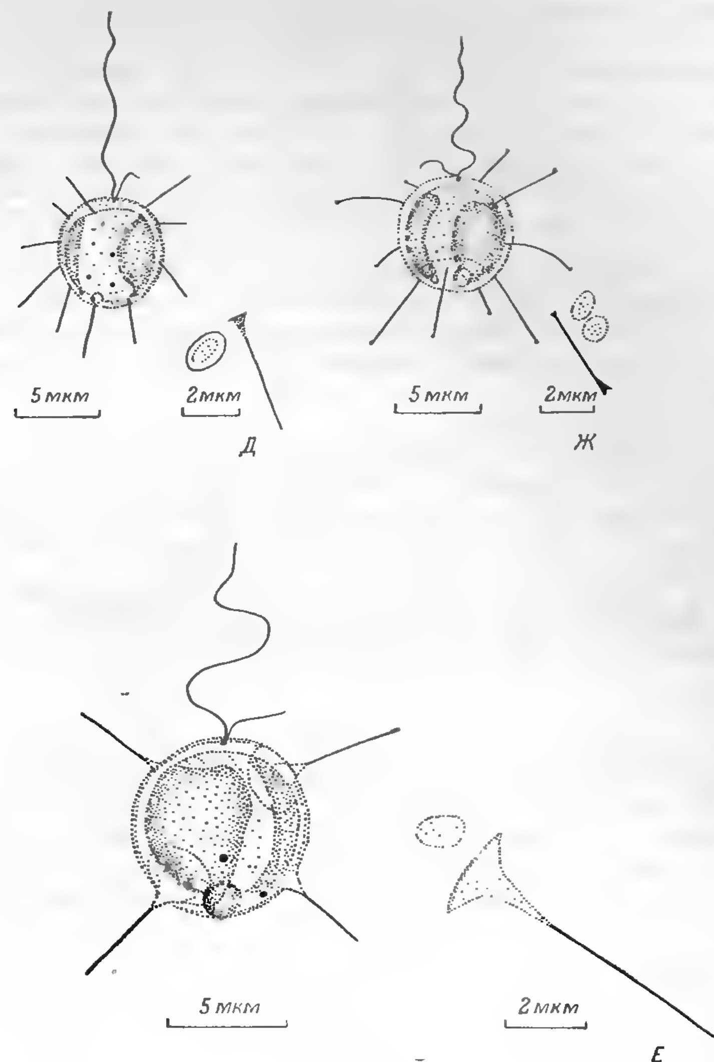


Рис. 2 *(продолжение)*.

II. Чешуйки на одной клетке нескольких типов строения.
1. Папилярные выросты на чешуйке отсутствуют . . . *S. bilacunosa* (3)
2. Чешуйки с двумя папилярными выростами . . . . *S. cornutus* (4)

1. *Spiniferomonas bourrellii* Takahashi, 1973 : 76, fig. 1, 4—6.

Клетки от шаровидных до овальных, 5—10 мкм в диам. Главный жгутик в 1.4—2 раза длиннее клетки (до 14.3 мкм дл.), боковой не превышает $^1/_3$ ее длины. Выделительная вакуоль одна, реже две (рис. 2, *А*). Чешуйки одного типа — овальные, плоские (0.95—1.50×0.65—1.10 мкм) с одним слабозаметным центральным углублением. Шипики в небольшом числе (3—6), прямые, трубчатые, гладкие (6—14), с заостренным апикальным концом и крупным плоским базальным диском (рис. 3, *1* — см. вклейку). Цисты неизвестны.

Местообитание: пруды, озера, реки.

Местонахождение: озера Белое, Благовещенское, Покровское (Вологодская обл.), Селигер, Стерж, Кривское, Головка (Калининская обл.), Мунозеро, Лижмозеро (Карелия), река Чеснава (Ярославская обл.). Весной и летом — единично.

Общее распространение: Япония (Takahashi, 1959, 1961, 1973); США — Мичиган (Wujek et al., 1975).

Для флоры СССР приводится впервые.

2. *Spiniferomonas abei* Takahashi, 1973 : 77, fig. 2, 7—12.

Syn.: *Chrysosphaerella parva* Asmund, 1973 : 135—138 (pr. p.) fig. 11.

Клетки от шаровидных до широкоовальных, 3—10 мкм в диам. Главный жгутик в 2—3 раза длиннее клетки, боковой на $^2/_3$ короче ее. Выделительная вакуоль одна (рис. 2, *Б*). Чешуйки одного типа — овальные, плоские (1.25—2.40×0.70—1.60 мкм) с одним крупным центральным углублением и сравнительно узким краем. Шипики многочисленные, равномерно расположенные на поверхности клетки, плоские, гладкие, конические (1.25—7.20 мкм дл.), иногда свернутые у основания. Базальный диск шипика в виде шляпки гвоздя с хорошо заметным подковообразным основанием, 0.18—0.35 мкм в центре. Короткие шипики заканчиваются острой верхушкой, а более длинные — бичевидным отростком (до 3 мкм дл.) с утолщением 0.09—0.16 мкм на апикальном конце (рис. 3, *2—5*). Цисты шаровидные, 6.3 мкм в диам.

Местообитание: болота, озера, водохранилища.

Местонахождение: Рыбинское, Иваньковское, Камское и Воткинское водохранилища, болота на берегу Рыбинского водохранилища, озера Выртсъярв (Эстония), Сабро, Глубокое, Черное (Калининская обл.). Осенью, зимой, весной — единично, летом — редко.

Общее распространение: СССР (Балонов, 1977); Япония (Takahashi, 1973); Дания, Фарерские о-ва (Asmund, 1973).

3. *Spiniferomonas bilacunosa* Takahashi, 1973 : 78, fig. 3, 13—15.

Syn.: *Chrysosphaerella parva* Asmund, 1973 : 135—138 (pr. p.) fig. 7, 8, 10.

Клетки шаровидные, 4—6 мкм в диам. Главный жгутик почти втрое длиннее клетки, боковой не превышает ее радиуса. Выделительная вакуоль одна (рис. 2, *В*). Чешуйки трех типов: небольшие эллиптические (0.9—1.4×0.7—1.10 мкм); крупные более или менее округлые (1.7—1.9×1.6—1.8 мкм) с одним центральным углублением; эллиптические чешуйки (0.8—1.2×0.4—0.8 мкм) с двумя углублениями и перемычкой между ними. У всех чешуек вдоль внутренней кромки по краевой области расположены маленькие поры неправильной формы. Шипики в числе 8—15 шт., прямые, конические, трехгранные, 3.6—7.6 мкм дл., с острым апикальным концом, равномерно расположенные на поверхности клетки (рис. 4, *1—6* — см. вклейку). Циста неизвестна.

Местообитание: болота, озера, реки.

Местонахождение: исток р. Волги, болота на берегу Рыбинского водохранилища, озера Сямозеро, Галеозеро, Кадельявр (Карелия), реки Порозовица (Вологодская обл.), Олонка (Карелия). Весной и летом — единично.

Общее распространение: Япония (Takahashi, 1959, 1961, 1973); Дания (Kristiansen, 1975 а, б); Дания, Фарерские о-ва (Asmund, 1973).

Для флоры СССР приводится впервые.

4. *Spiniferomonas cornutus* Balonov sp. nov.

Cellula globosa. Chloroplasto parietali. Squamis dimorphis: squama elliptica cum duobus rotundis lacunis et margina et duobus cornus, magnus squamae rotunda cum uno lacuna et margina lata. Spinis triquatrum, conicus, acuminata, cum disco basilari, 6—14 in uno cellula. Cysta ignota. Cellula 3.5—6.0 μ. Squama maior 1.8—2.2×1.4—1.6 μ, squama cornutus 1.1—1.4×0.6—0.8 μ. Spina 4.1—9.8 μ.

Typus: URSS, Rossia, lacus Golovca (Kalinin region), 18 VII 1975, I. M. Balonov. In Inst. Biol. Aquarum Internarum Acad. Sci. URSS (Borok, Jaroslavl region) conservatur.

Affinitas: Species *S. crucigera* Takahashi et *S. bilacunosa* Takahashi similis, sed valvis majus cuspidatus spinae, polymorphus formae squamae, et binarius papillare excrescentia in bilacularis squamae.

Клетки шаровидные, 3.5—6.0 мкм в диам. Хроматофор стенкоположный. Главный жгутик 1.5—2 раза длиннее клетки (до 12 мкм), боковой — не более половины ее длины (рис. 2, *Г*). Все чешуйки эллиптические, но по архитектонике и размерам делятся на 2 типа: первый — с двумя папилярными выростами (1.1—1.4×0.6—0.8 мкм) и двумя, реже тремя, округлыми углублениями. Второй тип — более крупные чешуйки (1.8—2.2××1.4—1.6 мкм) с одним центральным углублением. Шипы (4.1—9.8 мкм дл.) конические остроконечные, трехгранные, 6—14 на одной клетке (рис. 4, *7—11*). Циста неизвестна.

Тип. СССР, РСФСР, оз. Головка (Калининской обл.), 18 VII 1975, pH 7.4, t 18.6° С, редко; хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (пос. Борок, Ярославской обл.).

Кроме того, этот вид найден в водохранилище Кориси (Эстония). Летом — единично.

Родство: отличается от близкого вида *S. crucigera* Takahashi более длинными прямыми шипиками с острыми апикальными концами, многообразием форм чешуек и планом их строения. От *S. bilacunosa* Takahashi отличается несколько большим размером клеток и шипиков, а также двумя папилярными выростами на чешуйках с двумя углублениями. Выросты могут достигать длины 0.3 мкм. Они хорошо различимы в электронном микроскопе на наклонно лежащей чешуйке. Если же плоскость чешуйки располагается перпендикулярно электронному лучу, выросты имеют вид двух темных точек на поверхности перемычки чешуйки. По этим образованиям и дано название вида.

5. *Spiniferomonas trioralis* Takahashi, 1973 : 78, fig. 16—18.

Клетки шаровидные, 4.5—6.8 мкм в диам. Главный жгутик в 2—2.5 раза длиннее клетки, боковой вдвое короче ее (рис. 2, *Д*). Чешуйки одного типа — от эллиптических до почти округлых (0.76—1.83×0.70—1.38 мкм), плоские с одним углублением в центральной части. Шипики (5—18 шт.) конические прямые, трехгранные (2.9—12.3 мкм дл.), с широким базальным диском и острым апикальным концом.

f. *trioralis.*

Длина шипиков 2.9—3.8 мкм. Цисты шаровидные, 5.9 мкм в диам. (рис. 5, *1—4* — см. вклейку).

Местообитание: болота, пруды, озера, водохранилища, реки.

Местонахождение: Серебрянское, Иваньковское, Шекснинское, Рыбинское, Горьковское, Камское, Воткинское водохранилища и трасса строительства Чебоксарского и Нижне-Камского водохранилищ; болота на берегу Рыбинского водохранилища; озера Онежское, Габозеро, Кумсозеро, Сундозеро, Лижмозеро, Сандал, Эльмус, Сямозеро, Риндозеро Галеозеро, Уросозеро (Карелия); Кишемское, Благовещенское, Сиверское, Покровское, Зауломское, Вазеринское (Вологодская обл.); Селигер, М. Верхиты, Стерж, Кривское, Сабро, Пено, Головка, Мошники, Гача, Дупле, Клин (Калининская обл.); Дотка, Дридза (Латвия); Выртсъярв, Коолья (Эстония); реки Тихвинка (Ленинградская обл.); Сутка, Корожечна, Черная, Которосль, Княгиня, Чеснава (Ярославская обл.); Воронья (Кольский п-ов); Порозовица (Вологодская обл.); Вендюрский ручей (Карелия). Зимой — единично, весной — довольно часто, летом и осенью — редко.

Общее распространение: СССР (Балонов, 1977); Япония (Takahashi, 1961, 1973); ЮАР (Takahashi, 1973); США, Мичиган (Wujek et al., 1975); Нидерланды (Wujek, Veer, 1976); Дания (Kristiansen, 1975а, б); Дания, — Фарерские о-ва (Asmund, 1973); Британская Колумбия (Kristiansen, 1975в).

Это наиболее распространенный из найденных видов, встречающихся чаще других представителей этого рода и достигающий большей численности в изучаемых водоемах.

f. *cuspidata* Balonov f. nov.

Habitus cellula ut apud typo. Ab typo discrepat multo plus longae spinae, quae nutamen in ad 12.3 μ. Cystum ignotum.

T y p u s: URSS, Rossia, lacus Blagoveshchenscoe (Vologda region) VII 1976, I. M. Balonov. In Inst.. Biol. Aquarum Internarum Acad. Sci. URSS (Borok, Jaroslavl region) conservatur.

A f f i n i t a s: Species *S. trioralis* Takahashi f. *trioralis* semilis, sed valvis majus longas spinae.

Внешний вид клетки, как у f. *trioralis*. Отличается от типа значительно большей длиной шипов до 12.3 мкм (рис. 5, *5—8*; рис. *6*, *1* — см. вклейку). Циста неизвестна.

Тип: СССР, РСФСР, оз. Благовещенское (Вологодская обл.), VII 1976, единично. pH 7.8—8.0, t 20.5—21.4° C.

Хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (пос. Борок Ярославской обл.).

Эта форма была также обнаружена в Шекснинском водохранилище и оз. Б. Харбей (Большеземельская тундра). Весной, летом и осенью — единично.

6. *Spiniferomonas crucigera* Takahashi, 1973 : 76—77, fig. 19, 20.[1]

Клетки шаровидные, 3 мкм в диам. Чешуйки одного типа — овальные (0.7—1.3×0.4—0.8 мкм), с двумя округленными углублениями и мелкими перфорациями у внутренней кромки. Центральная часть чешуйки с четырьмя ребрами, концы которых выступают над поверхностью, образуя папилярные выросты, а основания соединены крестообразно. Шипики (1.6—2.0 мкм дл.), трехгранные, слабоизогнутые в средней части и с закругленным концом. Базальный диск шипика в виде шляпки гвоздя (рис. 1). Циста неизвестна.

М е с т о о б и т а н и е: озера.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е: Япония (Takahashi, 1959, 1973).

В СССР не найден.

7. *Spiniferomonas conica* Takahashi, 1973 : 79, fig. 21, 22.

Клетки шаровидные, 5.8—7.2 мкм в диам. Главный жгутик в 1.5 раза длиннее клетки, а боковой вдвое короче ее. Выделительная вакуоль одна, реже две (рис. 2, *E*). Чешуйки одного типа — от эллиптических до широкоовальных (0.83—1.15×0.77—1.07 мкм), с одним центральным углублением и узкой краевой областью. Шипики немногочисленные (4—8), конические, с заостренным апикальным концом и широким воронковидным базальным диском, 6.1—10.2 мкм дл. (рис. 6, *2*). Циста шаровидная, 5.0—6.0 мкм в диам.

М е с т о о б и т а н и е: болота, пруды, озера, реки.

М е с т о н а х о ж д е н и е: болота на берегу Рыбинского водохранилища, р. Корожечна (приток р. Волги), р. Западная Двина. Весной, летом и осенью — единично.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е: Япония (Takahashi, 1973).

Для флоры СССР приводится впервые.

8. *Spiniferomonas alata* Takahashi 1973 : 79, fig. 23.

Клетка шаровидная, 6.3—7.4 мкм в диам. Главный жгутик в 1.5 раза длиннее клетки, боковой на $^2/_3$ короче ее. Выделительных вакуолей обычно две (рис. 2, *Ж*). Чешуйки одного типа — от овальных до неправильно округлых (1.4—1.33×0.75—1.33 мкм) с одним центральным углублением и узкой краевой областью. Внутренняя и наружная кромки четкие, мелко перфорированные. Шипики немногочисленные (7—18), 2.8—5.2 мкм дл., слегка изгибающиеся назад при движении клетки, с заметным в световой микроскоп расширением апикального конца. На электронномикроскопических снимках шипики трехгранные с небольшим базальным диском 0.42—0.59 мкм, узкой остью (0.2 мкм) и расширенным в виде трех мощных зубцов апикальным концом (рис. 6, *3—4*). Циста неизвестна.

[1] Диагноз вида дан Такахаши.

М е с т о о б и т а н и е: пруды, озера.

М е с т о н а х о ж д е н и е: оз. Черное (Калининская обл.). Летом — единично.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е: Япония (Takahashi, 1973).

Для флоры СССР приводится впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Б а л о н о в И. М. (1975). Подготовка водорослей к электронной микроскопии. В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. — Б а л о н о в И. М. (1976). Род *Synura* Ehr. (*Chrysophyta*). Биология, экология, систематика. В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л. — Б а л о н о в И. М. (1977). Виды рода *Spiniferomonas* Takahashi (*Chrysophyta*) в Рыбинском водохранилище. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 34. — Б а л о н о в И. М., Г. В. К у з ь м и н. (1974). Методика подготовки кремниевых фрагментов водорослей к электронной микроскопии. V Конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Ашхабад. — A s m u n d B. (1973). Survey of genus *Chrysosphaerella* (*Chrysophyceae*) as studuid in the electron microscope with description of a new species. Saertryk af Botanisk Tidsskrift, 68. — K r i s t i a n s e n J. (1975a). Oversigt over de danske fersvands — Chrysophyceer samt Haptophyceer, Bicoecophyceer og Craspidophyceer. Inst. Plant. Cyt., Kobenhavns Universitet. — K r i s t i a n s e n J. (1975б). Studies on the *Chrysophyceae* of Bornholm. Bot. Tidsskr., 70. — K r i s t i a n s e n J. (1975в). *Chrysophyceae* from Alberta and British Columbia. Syesis, 8. — T a k a h a s h i E. (1959). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope. I. Bull. Gamagata Univ., 3, 1. — T a k a h a s h i E. (1961). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope. III. Observations on the plankton in the littoral region of lake Otoriike. Bull. Gamagata Univ., 3, 3. — T a k a h a s h i E. (1973). Studies on genera *Mallomonas* and *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope. VII. New genus *Spiniferomonas* of the *Synuraceae* (*Chrysophyceae*). Bot. Mag. Takyo, 86. — W u j e k D. E., R. H a m i l t o n, J. W e e. (1975). Studies on Michigan *Chrysophyceae*. III. Mich. Bot., 14, 2. — W u j e k D. E., J. V e e r. (1976). Scaled Chrysophytes from the Netherlands including a description of a new variety. Acta Bot. Neerl., 25, 2.

Институт биологии внутренних вод АН СССР
Борок, Ярославской обл.

Получено 3 V 1978.

УДК 581.9 (255.2)

А. А. Киселева

НЕМОРАЛЬНЫЕ РЕЛИКТЫ ВО ФЛОРЕ ЮЖНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ

A. A. K I S E L E V A. NEMOROSE RELICTS IN THE FLORA OF THE SOUTHERN COAST OF THE LAKE BAIKAL

Обобщены литературные данные и результаты полевых исследований флоры южного побережья озера Байкал (северный склон хребта Хамар-Дабан), проведенных автором в 1973—1975 гг. Список третичных реликтов неморального комплекса насчитывает 26 видов. Впервые для района нами отмечен в качестве реликта *Carex hancockiana*.[1] Для каждого вида дается обзор общего географического распространения, местонахождений и условий обитания на исследуемой территории. Географический обзор показывает преобладание европейских видов (50% от общего числа), участие видов азиатского и евразиатского распространения менее значительно (30.2 и 19.8% соответственно). Наибольшим видовым разнообразием реликтов (20 видов) и их обилием отличаются разнотравно-папоротниковые пихтовые леса центральной части района.

Реликты широколиственных лесов третичного периода обнаружены исследователями в нескольких пунктах Прибайкалья. Больше всего их

[1] Названия растений даны по «Флоре СССР» и «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

во флоре южного побережья оз. Байкал, что связано с повышенной влажностью местного климата. Этот рефугиум неморальных реликтов особо исследовала Н. А. Епова (1956, 1958). Она выявила местонахождения, условия обитания и ценотические связи реликтовых представителей флоры. Большой вклад в изучение комплекса реликтовых растений Прибайкалья внесли М. Г. Попов (1957, 1959) и М. Г. Попов и В. В. Бусик (1966). Флору высокогорий Хамар-Дабана детально исследовала М. М. Иванова (1967, 1969).

Изучение реликтов связано с некоторыми трудностями. До настоящего времени нет единого представления о том, какими критериями следует руководствоваться при определении реликтовости растений. По мнению Е. В. Вульфа (1938, 1941), основными признаками реликтов являются консервативность, неизменность, дисгармония видов с условиями современного существования, изоляция обитания. Но вместе с тем Вульф считает эти признаки не обязательными. Такое толкование, конечно, не позволяет четко судить о реликтовой природе элементов любой исследуемой флоры. Иначе подходит к обоснованию реликтовости А. В. Положий (1965). Она считает, что реликтовыми видами могут быть только такие, которые не имеют благоприятных условий для своего существования, чем и объясняются узость их ареала и малая численность. Мы присоединяемся к мнению Положий, принимая в качестве основного критерия реликтовых видов несоответствие их биологических особенностей условиям окружающей среды, а небольшой ареал и малочисленность их выступают здесь как основной наглядный показатель.

Установление реликтового характера вида осуществляется на основании исследований географических (характер общего ареала, изолированного и ареала близких видов), экологических, биологических, систематических и других его особенностей путем сопоставления различных данных друг с другом. Но не все виды поддаются достаточно четко такому исследованию. Так, например, *Anemone baicalensis* отличается сравнительно большим обилием на изучаемой территории и широкой экологической амплитудой, являясь часто эдификатором в травяном покрове. Ветреница байкальская не обнаруживает ни малейших следов расширения границ своего ареала и строго ограничивается в своем распространении пихтовыми лесами. В сходных условиях она произрастает в Западном Саяне (Назимова, 1967); по мнению Д. И. Назимовой, западносаянские местонахождения — реликтовые. Это растение обнаруживает близкородственные связи с видами дальневосточной флоры (Попов, 1957). Изоляция ветреницы, обитание в условиях влажного климата, под пологом пихты, биологические особенности (массовое ранневесеннее цветение, сильное вегетативное размножение) и родственные связи свидетельствуют о ее реликтовой природе. Приведем другой пример. *Picea obovata* var. *coerulea* растет в своеобразных микроклиматических условиях: в Восточном Саяне эта ель обнаружена у термального источника в долине р. Шумак наряду с другими явно реликтовыми растениями (Малышев, 1960); на северном склоне хребта Хамар-Дабан она встречается только в наиболее влажной части района, отличающейся наибольшей концентрацией неморальных реликтовых элементов. Географические и экологические данные, систематическая обособленность ели и даже сам факт совместного произрастания с целым рядом представителей неморального комплекса доказывают древность этого растительного сообщества.

Вопрос о возрасте термофильных лесных реликтов решен неоднозначно. Существует общее мнение о наиболее древнем — третичном — возрасте неморальных растений, встречающихся в горах Сибири. Но есть и другая точка зрения, согласно которой ставится под сомнение их третичный возраст или даже отрицается. Например, В. В. Ревердатто (1940) отмечает, что этот возраст не может считаться твердо установленным. Г. Э. Гроссет опубликовал ряд работ, посвященных специально этому вопросу. В одной из последних (1962) он указывает на послеледниковый возраст широколиственных реликтов юга Сибири.

Наши полевые исследования проводились в 1973—1975 гг. при участии ботаника З. Д. Малышевой, студентов-практикантов Иркутского университета Н. В. Власовой, Н. Л. Золотуевой и других. Изучена флора побережья оз. Байкал от г. Слюдянка до станции Боярск протяженностью около 200 км. Изучению подвергались окрестности г. Слюдянка и станций Утулик, Мурино, Выдрино, Танхой, Мишиха, Клюевка, Боярск.

Краткая характеристика физико-географических условий и растчительности

Южное побережье оз. Байкал представляет собой северные отроги хребта Хамар-Дабан с наибольшими высотами 2000—2300 м над ур. м. Высота гор заметно повышается к северо-востоку по направлению к долине р. Селенги. Средняя часть горной, образованной хребтом дуги отличается обилием осадков: максимальное количество осадков — 1000 мм в год — выпадает в прибрежной полосе и в высокогорной части Хамар-Дабана (1300 мм и более); к западной и восточной окраинам дуги количество их заметно сокращается (до 400 мм). Максимальная мощность снежного покрова достигает 60—90 см вблизи Байкала, в горах — 100 см и более (Картушин, 1969). Более или менее ровный и влажный климат способствует сохранению неморальных видов и обильному распространению некоторых из них на значительной площади. На расстоянии 10—15 км от берега озера суровость климата возрастает, поэтому встречаемость большинства видов неморальных реликтов уменьшается, а некоторые из них исчезают полностью.

От берега оз. Байкал (455 м над ур. м.) до верхнего предела распространения древесных пород (1500—1700 м над ур. м.) господствует темнохвойная тайга. Она составлена тремя породами: пихтой *Abies sibirica*, елью *Picea obovata* и кедром *Pinus sibirica*, которые образуют смешанные древостои с преобладанием той или иной породы на определенных типах местообитаний или чистые насаждения из одной породы. Кроме того, в качестве примеси в темнохвойных лесах часто встречаются мелколиственные породы (береза и осина); в долинах рек растет душистый тополь. Сосна и лиственница отмечаются изредка во влажной центральной части дуги и не образуют самостоятельных насаждений, но более обычны на западной и восточной ее окраинах. Растительность северного склона Хамар-Дабана можно разделить на три высотных пояса: лесной, подгольцовый (субальпийский) и гольцовый (альпийский). По данным Еповой (1955, 1956, 1958, 1960а, 1960б, 1962) и Ивановой (1967, 1969), на байкальских террасах распространены елово-кедровые и пихтово-кедровые леса, реже — смешанные с участием березы, а также березняки на месте вырубки хвойных деревьев. Выше по склону господствуют пихтовые, а по каменистым участкам — пихтово-кедровые леса. Верхнюю границу леса образует пихта на высоте 1500 м. Для подгольцового пояса характерны пихтовые, реже пихтово-кедровые редины паркового типа, высокотравные луга, заросли кустарников (кедровый стланик и золотистый рододендрон); гольцовый пояс представлен преимущественно лишайниковой и мохово-лишайниковой тундрами, гораздо реже — альпийскими лугами. Такое высотное распределение растительности характерно для самой влажной центральной части горной дуги, которая отличается наибольшей концентрацией видов неморального комплекса. На западной окраине дуги, до высоты 1600 м, распространены кедровые леса с пихтой; подгольцовый пояс представлен кедровыми рединами, зарослями кустарников, реже — субальпийскими лугами. Для восточной окраины характерны пихтовые и кедрово-пихтовые леса с участием сосны и лиственницы в нижней части лесного пояса. Подгольцовый пояс выражен слабо из-за малых высот и представлен главным образом пихтовыми рединами и зарослями кедрового стланика. В целом западные и восточные отроги горной дуги отличаются от ее центральной части меньшим видовым разнообразием и сравнительно редкой встречаемостью реликтов.

Характеристика географического размещения и условий обитания растений неморального комплекса по группам

I. Виды европейской приуроченности, распространенные в настоящее время в широколиственных лесах Европы, Кавказа, отсутствующие на Дальнем Востоке, но иногда встречающиеся в Северной Америке. Их местонахождения в горных районах Сибири, изолированные от основного ареала, относятся к реликтовым.

1. *Dryopteris filix-mas.* Обитает в тенистых лесах Европы, Кавказа, в горах Средней Азии, Северной Америки. Оторванные реликтовые местонахождения известны в горах Урала, Западной и Восточной Сибири.

Найден Еповой на южном побережье Байкала в долинах рек Большой Мамай, Снежная, Выдриная и Переемная в 1952—1955 гг. Нами собран в долинах рек Солзан и Утулик в 1974 г. Приводится Н. С. Турчаниновым без указания местонахождений. Растет в долинных пихтовых и пихтово-тополевых лесах с хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом и высокотравьем при участии крупных папоротников. Встречается рассеянно. Изредка поднимается в подгольцовый пояс, где присутствует в папоротниковом высокотравье.

2. *Oreopteris limbosperma* (=*Dryopteris oreopteris*). Свойствен широколиственным лесам Европы и Кавказа, встречается в Средиземноморье и Северной Америке. Данные автора и других исследователей указывают на наличие изолированных местообитаний от Алтая до Байкала.

Произрастание этого папоротника на исследованной территории сопровождается рядом представителей неморального комплекса: *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum lonchitis*, *Waldsteinia ternata*. Известен из следующих пунктов: ст. Танхой, голец «Пики», 1925, В. Поварницын (Фомин, 1930); ст. Танхой, М. Мартыненко (Ильин, 1941); Муринский голец, 1950, Н. Епова; р. Большой Мамай, 1951, Н. Епова; там же, 1964, М. Иванова; голец Мангылы, 1952, Н. Епова; там же, 1952, Л. Бардунов; реки Большой Мамай и Курказка, 1973, А. Киселева; р. Хара-Мурин, 1974, А. Киселева. Растет преимущественно в разнотравно-папоротниковых высокотравьях и пихтовых рединах на границе лесного и подгольцового поясов, местами доминирует. Рассеянно произрастает в долинных разнотравных пихтовых и смешанных лесах.

3. *Poa remota.* Обитает преимущественно во влажных лесах Европы, Кавказа, Средней Азии и Западной Сибири. Имеет изолированное местонахождение на побережье Байкала. Близок к дальневосточному виду *Poa radulosa.*

Известен из двух пунктов: к югу от Боярска на высокотравных лужайках в пихтово-кедровом лесу (Сергиевская, 1969); низовье р. Мишиха, в зарослях ольхи, 1963, М. Иванова. Очень редок.

4. *Festuca altissima.* Растение тенистых лесов Европы, на юге доходит до Предкавказья, на востоке — до Урала. После западносибирской дизъюнкции эта овсяница фрагментарно встречается в горах от Алтая до Байкала.

На Байкале известна только из одного пункта: р. Снежная, высокотравья лесного пояса (Епова, 1956).

Ближайшие родственные виды сосредоточены в восточной половине Северной Америки (Клеопов, 1941).

5. *Nardus stricta.* Имеет европейско-переднеазиатский ареал. К востоку проникает до Западной Сибири.

Байкальские местонахождения вида: ст. Култук, подъем на Хамар-Дабан, 1915, Ю. Цинзерлинг; там же, верховья р. Быстрая, пихтово-кедровый лес, 1927, В. Смирнов; ст. Култук, В. Сукачев и Г. Поплавская (по Сергиевской, 1969); верховье р. Слюдянка, по тракту, 1954, Л. Малышев; там же, 1962, М. Иванова.

По мнению С. А. Невского (1934) и Л. И. Малышева (1968), белоус, растущий на северном склоне Хамар-Дабана, является заносным.

6. *Stellaria alsine.* Обитатель сырых тенистых мест. Основной ареал охватывает Европу, Средиземноморье, Северную Америку; встречается в Западной Сибири. Наличие изолированного участка этого вида на побережье Байкала с большим разрывом от основного ареала указывает на его реликтовую природу.

Байкальские местонахождения вида: ст. Утулик, 1952, И. Андреева; указывается Поповым (1949) для окрестностей ст. Култук.

7. *Trifolium medium.* Свойствен светлым лесам, лесным опушкам и лугам Европы. Е. Г. Бобров (1945) во «Флоре СССР» рассматривает этот вид как заносный для Сибири. Однако мы присоединяемся к мнению Еповой (1956): изолированность вида и его обитание в ненарушенных растительных сообществах свидетельствуют о древней сохранности на исследованной территории.

Гербарные образцы с Байкала: окрестности ст. Прибой, И. Андреева и ст. Боярск, 1952, У. Сарапулова и М. Дубовик; ст. Байкальск, г. Слюдянка, реки Паньковка и Половинка, 1974; ст. Мысовая, 1975, А. Киселева. Растет на лесных опушках, сырых лугах. Встречается редко, образует иногда небольшие куртины.

8. *Daphne mezereum.* В основном европейское растение. Род *Daphne* L. считается аркто-третичным (Попов, 1949), большинство видов которого на территории нашей страны произрастает в Европе и на Кавказе. На Байкале и в Прибайкалье имеет оторванные от основного ареала участки обитания и приурочен к влажным тенистым темнохвойным лесам, что позволило Л. В. Бардунову (1963) отнести вид к числу реликтов.

Собран на побережье Байкала в следующих пунктах: ст. Выдрино (р. Снежная), 1953, М. Иванова; там же, 1962, Л. Бардунов; р. Переемная, 1956, Л. Малышев; там же, 1976, А. Киселева; ст. Боярск, реки Мантуриха и Ушаковка, 1975, А. Киселева. Встречается рассеянно.

9. *Epilobium montanum.* Свойствен тенистым лиственным лесам Европы. Встречается в Западной Сибири. Возможно, для Сахалина и южной части Курильских о-вов является заносным. Разрыв ареала, довольно значительный, приходится на Восточную Сибирь.

К настоящему времени известен из ряда пунктов побережья: р. Снежная, 1952, Л. Бардунов; р. Переемная, 1956, Л. Малышев; р. Мишиха, 1969, М. Иванова; р. Большой Мамай, 1964, она же; реки Большой Мамай, Малая Осиновка и Выдриная, 1973, А. Киселева; реки Бабха и Утулик, 1974, А. Киселева; р. Ивановка, 1975, А. Киселева. Растет в долинных пихтовых и смешанных лесах, на высокотравных лугах, в зарослях кустарников близ ручьев. Встречается редко, единичными экземплярами. Иногда поднимается в подгольцовый пояс, где растет на высокотравных лугах.

10. *Aegopodium latifolium.* Европейское лесное растение. На территории Сибири встречается только на южном побережье Байкала: устье р. Хара-Мурин (Turczaninow, 1842—1845). Нами собран в долинах рек Утулик, Харлакта, Бабха и Хара-Мурин в 1974 г. Растет в прибрежных зарослях кустарников, на песчаных берегах рек. Очень редок.

11. *Ajuga repens.* Обитает во влажных, преимущественно широколиственных и широколиственно-хвойных лесах Европы, достигает восточных склонов Среднего Урала. Отсутствует полностью к востоку от Урала.

Для Сибири известна из одного пункта побережья: ст. Выдрино, 1952, Н. Епова, У. Сарапулова и М. Дубовик. Собрана на опушке березняка на месте вырубленного пихтово-кедрового леса, где образует небольшие куртины.

12. *Veronica officinalis.* Имеет в основном европейский ареал. Как и предыдущий вид, встречается только на южном побережье Байкала:

окрестности ст. Мысовая, 1952, Н. Епова; долины рек Осиновка (мысовская), Мысовка и Тельная, 1975, А. Киселева. Встречается редко. Местами образует небольшие заросли.

13. *Orobanche krylowii*. Свойствен лесам Европы и Средней Азии. Изредка встречается на юге Красноярского края.

На Байкале имеет крайне изолированное местонахождение: верховье р. Осиновка (снежнинская), 1954, Н. Епова. Растет на высокотравных субальпийских лугах. Очень редок.

II. Виды евразиатской приуроченности, распространенные в лесах Европы, Кавказа, горах Средней Азии и южной Сибири, Восточной Азии и Северной Америке. Разрозненные местонахождения и экология видов на нашей территории свидетельствуют о реликтовости местонахождений.

14. *Polystichum lonchitis*. Охватывает преимущественно Европу, Восточную Азию и Северную Америку. Разрыв в распространении, соответствующий территории Восточной Сибири, строгая приуроченность к влажным местообитаниям пихтовых лесов, редкая встречаемость и другие признаки указывают на реликтовый характер этого вида.

На южном побережье Байкала представлен из следующих мест: близ г. Слюдянка (Turczaninow, 1856); у ст. Танхой, р. Осиновка, 1928, В. Смирнов и Н. Епова (Епова, 1956); Муринский голец, 1925, В. Сукачев (Епова, 1956); Снежнинские озера, сборы Ксенжопольского в 1876 г. (Фомин, 1930). Более поздние сборы сделаны в следующих пунктах: р Большой Мамай и Муринский голец, 1950, Н. Епова; метеостанция «Снежная» и голец Мангылы, 1952, Л. Бардунов; ст. Выдрино, 1952, М. Дубовик; р. Утулик, 1953, Л. Малышев и К. Данович; реки Спусковая (приток р. Утулик), Безымянная и Мишиха, 1963, М. Иванова; реки Переемная и Утулик, 1973, А. Киселева. Растет преимущественно на границе лесного и подгольцового поясов в папоротниковых пихтовых лесах и пихтовых рединах. Встречается единично, редко.

15. *Brachypodium silvaticum*. Распространен в хвойно-широколиственных лесах Европы, горах Средней Азии и Восточной Азии. Изолированные местонахождения вида известны на протяжении всей Сибири.

На исследованной территории собран в окрестностях ст. Выдрино Л. В. Бардуновым в 1952 г.; показан для долины р. Снежная (Епова, 1956). Растет в пихтовых лесах и на высокотравных лугах горно-лесного пояса. Очень редок.

16. *Anemone altaica*. Обитает в лесах европейской части СССР, Западной Сибири и Японии. Представляет собою сибирскую расу европейской *A. nemorosa*. Разрыв в ареале приходится на Восточную Сибирь, на реликтовый характер вида для этой территории указывают многие исследователи.

Байкальские местонахождения вида: Выдринский голец, 1952, Н. Епова; исток р. Большой Мамай, 1959, М. Иванова; р. Утулик, 1962, Л. Малышев; реки Мишиха и Лангатуй (приток р. Хара-Мурин), 1963, М. Иванова; р. Переемная и ст. Мишиха, 1973, А. Киселева. Есть указание на произрастание вида в долине р. Снежная (Епова, 1956) и между г. Бабушкин (ст. Мысовая) и разъездом Солзан (Епова, 1957а, б). Растет в разреженных пихтовых и смешанных лесах, на опушках, в пихтовых рединах и на субальпийских лугах. Встречается нечасто, местами обильно.

17. *Waldsteinia ternata*. Распространена в лесах Дальнего Востока, Японии, Китая, Карпат, юга Красноярского края, Хамар-Дабана и соответственно этому представлена тремя подвидами.

На Байкале — номинальный (типический) подвид, растет во многих пунктах побережья от сел. Буровщина до ст. Танхой.[2] Обитает в пихтовых и смешанных лесах, на опушках и в зарослях кустарников лесного пояса.

---

[2] Здесь и далее для видов, достаточно часто встречаемых, указываются западные и восточные границы распространения по данным ряда исследователей и собственным сборам.

В наиболее влажной центральной части побережья вальдштейния местами доминирует в травяно-кустарничковом ярусе ассоциаций долинных пихтовых лесов, а на западной окраине побережья встречается редко единичными экземплярами.

18. *Galium triflorum*. Свойствен тенистым широколиственным и хвойно-широколиственным лесам Европы, Восточной Азии и Северной Америки. На юге Сибири вид встречается изолированными участками, удаленными друг от друга на значительное расстояние. Приурочен этот подмаренник к тенистым переувлажненным местам пихтовых и смешанных лесов, к приручьевым высокотравным лугам. Встречается нечасто, единично. Изредка поднимается в пределы подгольцового пояса. Географическое распространение, экологические и биологические особенности вида позволяют нам отнести его к представителям неморального комплекса.

На побережье озера вид распространен от р. Харлакта до р. Мантуриха. Указания Еповой (1956) на нахождение *Asperula odorata* на Байкале относятся в действительности к *Galium triflorum*.

III. Виды дальневосточной приуроченности, свойственные широколиственным лесам Дальнего Востока, Китая, Японии и отчасти Северной Америки или имеющие там близких родственников.

19. *Carex hancockiana*. В своем распространении охватывает п-ов Корею, Северный Китай, Восточную Монголию. Фрагментарными участками встречается на Хамар-Дабане и в Западном Саяне. Это, несомненно, реликтовый вид для гор юга Сибири. Приурочен к сырым местам пихтовых и смешанных лесов.

Гербарные образцы: реки Слюдянка и Шубутуй (приток Утулика), 1962, М. Иванова; окр. ст. Сухой Ручей, Утулик, Мурино и р. Мангылы, 1974, А. Киселева. Приводится для окрестностей ст. Култук (Попов, 1957).

20. *Anemone baicalensis*. Встречается в Западном Саяне и на Хамар-Дабане. В этих реликтовых участках ветреница байкальская приурочена к пихтовым лесам, образуя сходное сообщество «пихтач анемоновый» (Епова, 1956; Назимова, 1967) и к смешанным лесам (с преобладанием пихты). Имеет близкие расы в охотской и маньчжурской флорах (Попов, 1957).

На хамар-дабанском участке вид распространен сравнительно широко: от р. Слюдянка до р. Селенга. Довольно часто преобладает в травяном покрове. Изредка встречается на лугах подгольцового пояса.

Географические, экологические, биологические (массовое раннее цветение, вегетативное размножение) особенности и флорогенетические связи подтверждают реликтовый характер этого вида.

21. *Schibateranthis sibirica* (=*Eranthis sibirica*). Обитает в темнохвойных лесах Хамар-Дабана, Западного и Восточного Саяна. Родственный вид обычен в Уссурийском «приобореальном» лесу, несколько близких видов произрастает в Японии (Попов, 1957).

Распространен на южном побережье озера от р. Слюдянка до р. Ивановка. Растет в средней наиболее влажной части побережья. К востоку и западу от нее встречается гораздо реже. В высокогорьях обитает на лугах и около снежников.

22. *Circaea caulescens*. Основной ареал вида охватывает северную часть п-ова Корея, Северо-Восточный Китай, советское Приморье (юг), Хабаровский край (юг), юго-восток Амурской обл. (Ворошилов, 1966; Скворцов, 1970). *C. caulescens* стоит ближе к восточноазиатскому *C. imaicola*, чем к *C. alpina* (Скворцов, 1970).

А. К. Скворцов приводит несомненно реликтовые фрагменты ареала для Сибири: Слюдянка (южное побережье Байкала), Нилова Пустынь (Тункинская долина), Северный Алтай и Горная Шория. При просмотре гербарного материала в лаборатории флоры и растительных ресурсов (Иркутск) в 1977 г. Скворцов выделил экземпляры растений с признаками, относящимися к *C. caulescens*, из следующих местонахождений: Восточный

Саян, берег р. Урик, окрестности пос. Аларск, 1959, Ю. Кривотуленко; там же, окрестности пос. Аршан, 1955, М. Иванова. В районе Слюдянки и на близлежащей территории Восточного Саяна вид приурочен к пихтово-кедровым лесам. По всей вероятности, встречается очень редко.

23. *Galium paradoxum*. Имеет юго-восточноазиатский ареал. Реликтовое местонахождение этого подмаренника в Сибири было отмечено впервые М. А. Мартыненко (1941), обнаружившим его близ Телецкого озера. К настоящему времени известны три изолированные местонахождения (Южный Урал, Алтай и Прибайкалье). При обработке рода *Galium* L. для «Флоры СССР» Е. Г. Победимова (1958) отметила, что уральские и сибирские растения не отличаются ничем от дальневосточных экземпляров.

Представлен гербарными образцами из следующих пунктов побережья: ст. Мурино, 1915, В. Сукачев и Г. Поплавская; долины рек Бабха, Солзан, Безымянная, Аносовка, близ станций Мурино и Утулик, 1974, А. Киселева; р. Переемная, 1976, А. Киселева. Растет в сырых тенистых местах разнотравных пихтовых и смешанных лесов. Встречается редко, малыми куртинами.

IV. Виды с южносибирским ареалом, отличающиеся довольно узким распространением в горах Южной Сибири.

24. *Picea obovata* var. *coerulea*. Разновидность ели с голубой хвоей описана с р. Шумак в Восточном Саяне. Близкая разновидность обнаружена на Алтае (var. *altaica* Tepl.).

Известны местонахождения этой разновидности в районе р. Утулик и Большая Осиновка на хамар-дабанском побережье оз. Байкал (Малышев, 1960). Нами собрана в окрестностях Толбазихи и Мамая, по р. Выдриная в 1973 г. и по р. Переемная в 1976 г. Растет в долинных и смешанных (с преобладанием пихты) лесах центральной части района в условиях влажного климата.

25. *Corydalis bracteata*. Встречается в горах Южной Сибири и Монголии. На Байкале имеет изолированное местонахождение. Гербарные образцы представлены из немногих мест: р. Большой Мамай и ст. Выдрино, 1952; Н. Епова; р. Утулик, 1963, В. Бусик и В. Буркова; р. Переемная, 1973; А. Киселева. Растет в тенистых пихтовых и смешанных лесах, входит в состав высокотравных лугов подгольцового пояса. Редок.

26. *Aconitum sukaczevii*. Встречается только на северном склоне Хамар-Дабана, на западной окраине горной дуги; описан из окрестностей г. Слюдянка. Реликтовое растение, представляет байкальскую расу европейского вида *A. lycoctonum* (Попов, 1957).

Нами собран дважды: в низовьях рек Слюдянка и Бабха в 1974 г. Растет в пихтовых и смешанных лесах. Очень редок.

Заключение

Итак, во флоре южного побережья Байкала встречается 26 третичных неморальных реликтов. Современные климатические и фитоценотические условия района оказываются, вероятно, вполне подходящими для существования реликтов мезофильного склада. Наиболее часто и при значительном обилии встречаются следующие виды: *Anemone altaica*, *A. baicalensis*, *Schibateranthis sibirica*, *Waldsteinia ternata* и *Galium triflorum*. Эти реликты обладают наибольшей способностью к морфологической изменчивости. Большинство видов неморального комплекса относятся к числу редких: *Nardus stricta*, *Carex hancockiana*, *Corydalis bracteata*, *Galium paradoxum* и др. Наконец, имеются виды, собранные буквально в одном пункте: *Festuca altissima*, *Orobanche krylowii*, *Ajuga reptans*. Реликты третичных широколиственных лесов приурочены преимущественно к следующим ассоциациям пихтовой тайги: пихтачи папоротниковый, кустарниково-разнотравный, анемоновый и вальдштейниевый. Реже встречаются в смешанных (с преобладанием пихты) лесах. В подгольцовом поясе они

обитают в папоротниковых пихтовых рединах. Верхний предел распространения этих видов проходит на высоте 1500—1600 м над ур. м. Приуроченность их к пихтовым лесам объясняется древностью темнохвойных лесов.

На древность темнохвойных лесов указывали многие исследователи. По мнению А. И. Толмачева (1954), в миоценовое время на юге Сибири существовали хвойные леса на более высоких гипсометрических уровнях, чем широколиственные леса. Доказательством одновременного существования хвойных и широколиственных лесов в миоцене служат данные спорово-пыльцевых анализов непосредственно для Прибайкалья (Белова, 1975). По ее мнению, в спорово-пыльцевых комплексах постоянно встречается пыльца лиственных пород (бук, дуб, граб, лещина, тюльпанное дерево, ликвидамбар, клен, липа, ольха, береза), хвойных (тсуга, ель, пихта, экзотические сосны) и травянистых растений из различных семейств. На протяжении миоцена наблюдается постепенное выпадение из состава лесов все большего числа теплолюбивых форм (тюльпанное дерево, ликвидамбар, бук и др.). Плиоценовая флора имела крайне обедненный состав в количественном и качественном отношениях. Спорово-пыльцевые комплексы указывают на преобладание пыльцы разнообразных хвойных пород. Доля участия пыльцы широколиственных пород совсем незначительна. Таким образом, почти весь миоцен-плиоценовый отрезок времени характеризовался постепенным увеличением сухости и похолоданием климата. Похолодание климата достигло кульминации в середине плейстоцена, выразившись в широком распространении оледенения. Резкая смена климата, а также интенсивные поднятия всей Алтае-Ангарской страны вызвали наиболее значительные изменения растительного покрова. Большая часть древних теплолюбивых видов вымерла.

На исследуемой территории формировалась растительность с темнохвойным горно-таежным поясом, исчез нижний пояс широколиственных лесов (Епова, 1960б); остались только наиболее холодостойкие, преимущественно травянистые представители широколиственных лесов, сохранившись лишь в защищенных участках (убежищах), под пологом пихты.

Собранная нами коллекция хранится в Гербарии им. М. Г. Попова в Новосибирске.

ЛИТЕРАТУРА

Бардунов Л. В. (1963). Третичные реликты во флоре мхов Прибайкалья. Научные чтения памяти М. Г. Попова, 5. — Белова В. А. (1975). История развития растительности котловин Байкальской рифтовой зоны. — Бобров Е. Г. (1945). Род *Trifolium* L. Флора СССР, 11. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Вульф Е. В. (1938). Понятие о реликтовых видах в ботанической географии. Сов. бот., 2. — Вульф Е. В. (1941). Понятие о реликте в ботанической географии. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1. М.—Л. — Гроссет Г. Э. (1962). Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена. Бюлл. МОИП, отд. биол., 67, 3. — Епова Н. А. (1955). К истории ареала бадана толстолистного *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch. Изв. Биол.-геогр. н.-и. инст. при Иркутск. гос. унив., 15, 1—4. — Епова Н. А. (1956). Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана. Изв. Биол.-геогр. н.-и. инст. при Иркутск. гос. унив., 16, 1—4. — Епова Н. А. (1957а). Растительность высокогорной области Хамар-Дабана. Тез. докл. на Объединенной научн. сессии Отдел. биол. наук и Вост.-Сиб. филиала АН СССР. — Епова Н. А. (1957б). Материалы по характеристике пихтовой тайги Хамар-Дабана. Бюлл. кратких сообщений Иркутск. гос. унив. — Епова Н. А. (1958). Материалы по характеристике высокогорных лугов Хамар-Дабана. Изв. Биол.-геогр. н.-и. инст. при Иркутск. гос. унив., 17, 1—4. — Епова Н. А. (1960а). Опыт дробного районирования Хамар-Дабана. В кн.: Пробл. бот., 5. М.—Л. — Епова Н. А. (1960б). К истории растительности Хамар-Дабана. Научные чтения памяти М. Г. Попова, 1—2. — Епова Н. А. (1962). К характеристике тополевых лесов юго-восточного побережья озера Байкал. Изв. Вост.-Сиб. отд. ВГО СССР, 60. — Иванова М. М. (1967). Состав, особенности и некоторые аспекты генезиса высокогорной флоры Хамар-Дабана. Научные чтения памяти М. Г. Попова, 9. — Ива-

нова М. М. (1969). Количественная характеристика высокогорной флоры Хамар-Дабана (Южное Прибайкалье). Изв. Биол.-геогр. н.-и. инст. при Иркутск. гос. унив., 23, 3. — Ильин М. М. (1941). Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1. М.—Л. — Картушин В. М. (1969). Агроклиматические ресурсы юга Восточной Сибири. — Клеопов Ю. Д. (1941). Развитие флоры широколиственных лесов европейской части СССР. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1. М.—Л. — Малышев Л. И. (1960). О редких растениях Восточных Саян. Бот. матер. Гербария БИН АН СССР, 20. — Малышев Л. И. (1968). Определитель высокогорных растений Южной Сибири. — Мартыненко М. А. (1941). Новый представитель реликтовой флоры Алтая. ДАН СССР, нов. сер., 31, 9. — Назимова Д. И. (1967). Реликты неморальной флоры Западного Саяна. Лесоведение, 3. — Невский С. А. (1934). Род *Nardus* L. Флора СССР, 2. — Победимова Е. Г. (1958). Род *Galium* L. Флора СССР, 23. — Положий А. В. (1965). О значении и методах изучения истории флоры. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 8, 2. — Попов М. Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири, 1. — Попов М. Г. (1959). Флора Средней Сибири, 2. — Попов М. Г., В. В. Бусик. (1966). Конспект флоры побережий озера Байкал. — Ревердатто В. В. (1940). Основные моменты развития флоры средней Сибири. Сов. бот., 2. — Сергиевская Л. П. (1969). Флора Забайкалья, 2. — Скворцов А. К. (1970). О видовой самостоятельности, родственных связях и географическом распространении *Circaea caulescens* (Kom.) Hara. Нов. сист. высш. раст., 7. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Фомин А. (1930). Папоротникообразные. Флора Сибири и Дальнего Востока, 5. — Turczaninow H. (1842—1845). Flora Baicalensi—Dahurica, 1. — Turczaninow H. (1856). Flora Baicalensi—Dahurica, 2.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 3 II 1977.

УДК 581.543 : 58.006 (470.32)

В. А. Рябов

ОПЫТ ФИТОФЕНОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГНОЗА В ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

V. A. RJABOV. EXPERIENCE OF THE FITOFENOLOGICAL PROGNOSIS IN THE CENTRAL BLACK-EARTH RESERVE

Рассматривается влияние температуры воздуха на продолжительность отдельных межфазных периодов дикорастущих растений. На основании многолетних фенологических и метеорологических наблюдений устанавливаются аналитические и графические связи между указанными элементами, которые в дальнейшем используются для составления фенологических прогнозов и фенопрогностических календарей по методу А. С. Подольского.

Сотрудниками Центрально-Черноземного заповедника накоплено достаточное количество параллельных фенологических и метеорологических данных, предоставляющих большие возможности для изучения динамики растительного покрова в связи с внешними климатическими факторами.

Нами предпринята попытка установить связь продолжительности отдельных межфазных периодов с температурой воздуха и использовать найденные связи для составления фенологических прогнозов по методу А. С. Подольского (1957, 1974). Суть этого метода состоит в сопоставлении потребности растения в тепле с тепловыми ресурсами данного района. Это сопоставление проводится графически, путем решения системы двух уравнений, из которых одно характеризует потребности растения в тепле в конкретный межфазный период, а другое — тепловые ресурсы района исследования. Уравнение, выражающее потребности растения в тепле,

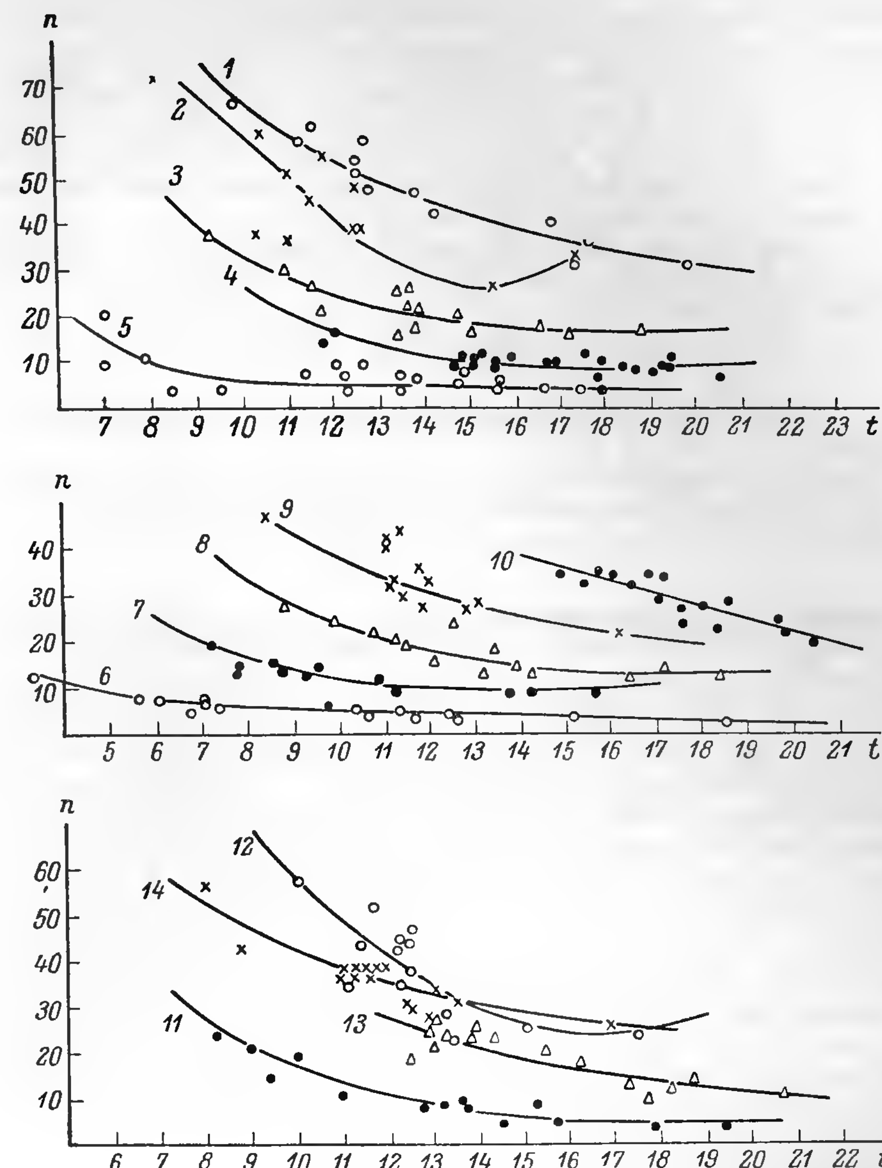


Рис. 1. Фенологические кривые.

1 — *Medicago falcata* от начала вегетации до бутонизации; 2 — *Thymus marschallianus* от начала вегетации до бутонизации; 3 — *Valeriana rossica* от бутонизации до начала цветения; 4 — *Salvia pratensis* от начала цветения до массового цветения; 5 — *Hyacinthella leucophaea* от начала цветения до массового цветения; 6 — *Adonis vernalis* от начала вегетации до начала цветения; 7 — *Adonis vernalis* от начала цветения до массового цветения; 8 — *Senecio czernjaevii* от бутонизации до начала цветения; 9 — *Tragopogon orientale* от начала вегетации до бутонизации; 10 — *Centaurea scabiosa* от бутонизации до начала цветения; 11 — *Orobus lacteus* от бутонизации до начала цветения; 12 — *Centaurea scabiosa* от начала вегетации до бутонизации; 13 — *Poa angustifolia* от бутонизации до начала цветения; 14 — *Valeriana rossica* от начала вегетации до начала цветения.

представляется в виде эмпирической кривой, оно связывает продолжительность в днях того или иного межфазного периода со средней температурой воздуха за тот же период.

Для построения кривых были использованы фенологические наблюдения В. С. Жмыховой (1975) и других авторов за рядом видов травянистых растений, деревьев и кустарников, произрастающих на территории заповедника. Подсчитывалась продолжительность межфазного периода в днях за каждый год наблюдений и определялась средняя температура воздуха за этот же период. Полученные данные наносились на график, на котором

по оси абсциисс откладывалась температура воздуха t, а по оси ординат — продолжительность межфазного периода в днях n. Затем по группе точек проводилась плавная кривая, делящая их на две равные части. Полученная таким образом линия и является графическим выражением зависимости продолжительности межфазного периода от температуры воздуха. На рис. 1 представлены 14 таких кривых. Каждая из них может быть также вычислена на основании координат точек с помощью известных методов математической статистики (Уланова, 1964).

Так, например, зависимость продолжительности периода от бутонизации до начала цветения *Poa angustifolia* от температуры воздуха (рис. 1, *13*) выражается уравнением

$$\lg n = 3.4374 - 1.839 \lg t, \quad \text{или} \quad n = \frac{2737}{t^{1.839}},$$

где n — продолжительность периода, в днях; t — средняя температура воздуха.

Коэффициент корреляции ($\lg n$ с $\lg t$) достаточно высок — 0.88.

Для периода начало вегетации—бутонизация *Centaurea scabiosa* (*12*) уравнение имеет вид

$$\lg n = 3.6104 - 1.848 \lg t.$$

Коэффициент корреляции — 0.77.

Мустафаев (1967) и Подольский (1974) показали сходство фенологических кривых, построенных для одного вида, но в разных географических районах страны. На основании сравнения фенологических кривых для хлопчатника сорта 108 ф, произрастающего в Азербайджане и Таджикистане, Мустафаев пришел к выводу о постоянстве тепловых потребностей вида в пределах всего ареала и, следовательно, о возможности использования фенологических кривых в качестве экологического паспорта объекта. Таким образом, эти кривые дают большие возможности для экологической паспортизации видов, для их классификации по отношению к теплу. Одни виды реагируют на малейшие изменения температуры воздуха резким изменением продолжительности межфазного периода, о чем говорит большая крутизна кривой. К таким видам, например, относятся *Thymus marschallianus* (рис. 1, *2*), *Centaurea scabiosa* (*12*) в период от начала вегетации до бутонизации. Другие виды менее чувствительны к температуре, о чем свидетельствует пологий ход кривых *4*, *6*, *7*, *9*, *11*. Разный уровень температуры оказывает различное действие на характер изменения продолжительности межфазного периода. Так, при возрастании температуры до 14° продолжительность цветения *Salvia pratensis* уменьшается с 20 до 10 дней, а затем при дальнейшем увеличении температуры остается на одном уровне, т. е. практически без изменений (рис. 1, *4*).

Некоторые виды незначительно реагируют на изменения температуры воздуха, имея более или менее постоянную продолжительность межфазного периода. К таким видам можно отнести *Adonis vernalis*, (рис. 1, *6*) цветение которого начинается через 2—7 дней после начала вегетации практически при любой температуре. Очевидно, есть растения, развитие которых в определенных межфазных периодах меньше зависит от температуры воздуха, а больше от каких-то других факторов (влажность почвы, воздуха, количество или качество солнечной радиации и др.).

Таким образом, фенологические кривые дают новые возможности в изучении экологии растений, их связей с внешними условиями. К подобному выводу об использовании фенологических кривых для экологической характеристики разных видов пришел и В. Б. Гедых (1976). На примере некоторых видов брусничных он показал, что крутизна кривых может служить основным признаком для характеристики тепловых потребностей вида.

Кроме того, фенологические кривые могут быть широко использованы в совершенно новом направлении: в организации объективной службы слежения за изменением внешней среды. Подольский (1974) показал, что

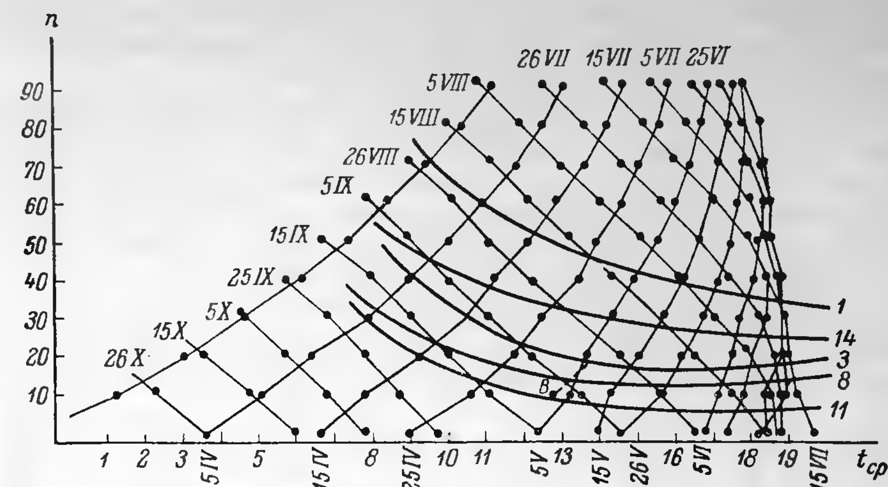


Рис. 2. Температурно-фенологическая номограмма.
1, 3, 8, 11, 14 — то же, что и на рис. 1.

фенологические кривые учитывают влияние не только температурного фактора. Например, изменение условий увлажнения задерживает или ускоряет развитие растения, что выразится в несколько иной фенологической кривой. Вероятно, изменение других характеристик внешней среды тоже отразится на фенологической кривой.

Так, изменение химического состава атмосферы может изменить ее прозрачность в некоторых участках спектра. Это в свою очередь вызовет изменение качественного состава света, падающего на листовую поверхность, а следовательно, и характера фотосинтеза. Приспосабливаясь к новым условиям, растение соответствующим образом изменит свой жизненный цикл, что выразится в преобразованном характере фенологической кривой и соответствующего ей уравнения.

Построенные для разных объектов, наиболее чутко реагирующих на изменения в окружающей среде, кривые могут выполнять роль своеобразных биологических индикаторов в организации службы слежения и контроля за состоянием внешней среды.

Для составления фенологических прогнозов необходимо выразить графически ресурсы тепла исследуемого района. Так как фенологические кривые, изображающие потребности растений в тепле, выражаются зависимостью n от средней температуры воздуха за этот период, то и тепловые ресурсы нужно представить так, чтобы можно было определить, какой бывает в данном районе средняя температура за любой период n, отсчитанный от любого начального момента. Это достигается с помощью построения так называемой сетки тепловых ресурсов. Принцип построения сетки тепловых ресурсов описан Подольским и сводится к графическому выражению закона изменения среднепериодной температуры $t_{ср}$ в годовом цикле в зависимости от продолжительности периодов n, отсчитываемых от какой-то одной исходной даты.

На рис. 2 представлена сетка тепловых ресурсов для Центрально-Черноземного заповедника, построенная на основании тридцати лет наблюдений за температурным режимом воздуха на его территории. Эта сетка представляет собой систему линий, каждая из которых обозначена определенной датой и показывает изменение температуры воздуха за любой отрезок времени, отсчитываемый от этой исходной даты. Остается сопоставить потребности и ресурсы на едином графике путем наложения фенологических кривых на сетку тепловых ресурсов. Это возможно сделать, так как сетка и фенологические кривые имеют одни и те же координаты ($t_{ср}$ и n дней) и вычерчиваются в едином масштабе. В результате наложения фенологи-

ческих кривых на метеорологическую сетку получаем· температурно-фенологическую номограмму (рис. 2), которая и позволяет решать задачи прогнозирования развития интересующего нас вида.

Например, требуется определить, когда зацветет *Senecio czernjaevii*, если бутонизация отмечена 10 апреля. Чтобы ответить на этот вопрос, нужно сопоставить тепловые потребности крестовника в период от бутонизации до начала цветения с тепловыми ресурсами заповедника. Такое сопоставление проводится совместным решением системы двух уравнений, одно из которых выражает потребности *Senecio czernjaevii* в тепле в этот межфазный период (графически представлено кривой *8*), другое — тепловые ресурсы заповедника от 10 апреля (графически представлено линией среднепериодных температур от 10 апреля, которая находится между линиями от 5 и 15 апреля). Из аналитической геометрии известно, что графическое решение системы из двух уравнений находится на пересечении линий, характеризующих эти уравнения. Координаты точки пересечения и есть решение данной системы из двух уравнений с двумя неизвестными: $t_{ср}$ и n. В данном случае нас интересует только $n=28$ дням. Это и есть длительность межфазного периода *Senecio czernjaevii* от бутонизации до начала цветения. Прибавив найденную величину к исходной дате, мы получим искомую дату начала цветения: 10 апреля+28 дней=8 мая.

Подобным образом можно решать целый ряд аналогичных задач по прогнозированию сроков наступления тех или иных фаз развития растений.

Проверка этого метода на материалах многолетних фенологических наблюдений показала достаточно высокую точность получаемых прогнозов. В большинстве случаев оправдываемость прогнозов вполне удовлетворительная, а средняя ошибка прогноза составляет ± 4 дня для *S. czernjaevii* и ± 4.4 дня для *Valeriana rossica* (табл. 1 и 2). Те же несколько случаев, когда прогнозируемые сроки значительно отклоняются от фактических, можно объяснить резкими аномалиями температуры, особенно в 1961, 1974, 1975 гг. В такие годы большое значение приобретает учет температуры за часть прогнозируемого периода. Такой учет производится двояким способом. Во-первых, можно учитывать синоптический прогноз погоды, в котором температура на месяц или сезон обычно дается в отклонениях от нормы. Тогда, сдвинув вправо или влево соответствующую линию среднепериодных температур на величину отклонения, предсказываемую по прогнозу, мы получим предполагаемую линию среднепериодных температур для данного года. Пересечение этой линии с фенологической кривой и дает фенологический прогноз с учетом долгосрочного синоптического. К сожалению, долгосрочные прогнозы погоды не всегда удачны и потому их использование подчас не приводит к уточнению фенологического прогноза.

ТАБЛИЦА 1

Точность фенологических прогнозов начала цветения *Senecio czernjaevii*

Год	Прогноз длительной заблаговременности				Прогноз сокращенной заблаговременности		
	дата исходной фазы (бутонизации)	прогноз начала цветения	фактическая дата цветения	ошибка прогноза (дни)	дата составления прогноза	прогноз начала цветения	ошибка прогноза (дни)
1961	21 IV	11 V	19 V	—8	30 IV	20 V	+1
1962	27 IV	14 V	18 V	—4	6 V	17 V	—1
1963	3 V	18 V	14 V	+4	12 V	14 V	0
1964	11 V	24 V	29 V	—5	20 V	26 V	—3
1965	6 V	20 V	29 V	—9	15 V	22 V	—7
1966	22 IV	11 V	10 V	+1	1 V	7 V	—3
1967	4 V	18 V	18 V	0	13 V	15 V	—3
1968	3 V	18 V	14 V	+4	12 V	14 V	0
1969	5 V	19 V	19 V	0	14 V	18 V	—1
1970	4 V	18 V	16 V	+2	13 V	15 V	—1
1972	28 IV	14 V	17 V	—3	7 V	17 V	0
1973	1 V	16 V	16 V	0	10 V	13 V	—3
1974	4 V	18 V	28 V	—10	13 V	19 V	—9
1975	24 IV	12 V	6 V	+6	5 V	8 V	+2
Средняя ошибка без различия знака				4.0			2.4

ТАБЛИЦА 2

Точность фенологических прогнозов начала цветения *Valeriana rossica*

Год	Прогноз длительной заблаговременности				Прогноз сокращенной заблаговременнности		
	дата исходной фазы (бутонизации)	прогноз начала цветения	фактическая дата цветения	ошибка прогноза (дни)	дата составления прогноза	прогноз начала цветения	ошибка прогноза (дни)
1960	10 V	29 V	30 V	—1	19 V	31 V	+1
1961	18 IV	16 V	26 V	—10	27 IV	22 V	—4
1962	27 IV	21 V	23 V	—2	6 V	23 V	0
1963	3 V	23 V	19 V	+4	12 V	19 V	0
1964	11 V	29 V	31 V	—2	20 V	31 V	0
1965	7 V	26 V	2 IV	—7	16 V	29 V	—4
1966	22 IV	18 V	15 V	+3	1 V	14 V	—1
1967	3 V	23 V	18 V	+5	12 V	19 V	+1
1968	25 IV	20 V	16 V	+4	4 V	20 V	+4
1969	13 V	29 V	28 V	+1	22 V	30 V	+2
1970	4 V	24 V	20 V	+4	13 V	20 V	0
1971	11 V	29 V	28 V	+1	20 V	28 V	0
1972	6 V	26 V	22 V	+4	15 V	28 V	+6
1973	30 IV	22 V	25 V	—3	10 V	17 V	—8
1974	4 V	24 V	3 VI	—10	13 V	26 V	—8
1975	21 IV	17 V	7 V	+10	30 IV	9 V	+2
Средняя ошибка без различия знака				4.4			2.7

Более надежным является второй способ учета конкретных условий года, который заключается в использовании фактической температуры за часть прогнозируемого периода. Делается это следующим образом. За часть прогнозируемого периода по фактической температуре конкретного года вычисляют среднюю температуру воздуха и ее отклонение от средней многолетней. Затем уточняют прогноз с учетом этого отклонения. Так, при составлении прогноза начала цветения *Valeriana rossica* в 1975 г. мы получили дату начала цветения с ошибкой в 10 дней (табл. 2). Это произошло потому, что для прогноза мы использовали средний многолетний ход температуры воздуха от 21 апреля, но в 1975 г. накопление тепла в апреле и мае шло со значительным отклонением от средних многолетних значений. Средняя за третью декаду апреля температура воздуха оказалась на 3.8° выше нормы и составила 12.8° (точка *B* на рис. 2 с координатами 10 дней и 12.8°). Такая аномалия не могла не сказаться на сроках развития растений, значительно ускорив их по времени. Предположив, что в дальнейшем температурный ход будет параллелен многолетнему (и, следовательно, температурная аномалия сохранится), проводим линию среднепериодных температур от точки *B* параллельно линии среднепериодных температур от 21 апреля, но на 3.8° правее. Мы имеем на это право, так как, не зная дальнейшего хода температуры, логичнее всего предположить, что каким бы своеобразным он ни был, его тенденция все же не может постоянно отличаться от нормального годового хода.

Точка пересечения построенной таким образом ожидаемой линии среднепериодных температур с фенологической кривой *3* дает уже новую продол-

жительность межфазного периода, которая отличается от фактической всего на 2 дня.

Уточнив подобным образом остальные прогнозы, мы получили уменьшение средней ошибки прогноза начала цветения *Valeriana rossica* до ±2.7 дня, а для *Senecio czernjaevii* ±2.4 дня.

На основании этих расчетов в Центрально-Черноземном заповеднике были составлены фенологические календари для основных видов степной и лесной растительности. С помощью этих календарей можно довольно просто определить дату наступления ожидаемой фазы интересующего нас вида с учетом всех возможных температурных аномалий. Так, при нормальном температурном ходе мы снимаем сроки ожидаемой фазы в строке против даты исходной фазы и в графе с отклонением 0°. Например, известно, что начало вегетации *Valeriana rossica* в каком-то конкретном году отмечено 5 апреля. Нужно определить, когда она зацветает, если температурный ход с 5 апреля будет подобен среднему многолетнему. Ответ на этот вопрос находим в первой колонке календаря против строки 5 IV (табл. 4) — 20 V. Это и будет ожидаемая дата цветения. Если же нам известно (из прогноза погоды или из фактического хода температуры за часть прогнозируемого периода), что на самом деле температура воздуха на 1, 2 или 3° выше или ниже нормы, то мы отыскиваем ожидаемую дату начала цветения в соответствующей колонке календаря.

Ниже приведены фенопрогностические календари для *Senecio czernjaevii* и *Valeriana rossica* (табл. 3 и 4). Подобным образом можно составить календарь для любого вида.

ТАБЛИЦА 3

Фенопрогностический календарь начала цветения *Senecio czernjaevii*

Бутонизация	Начало цветения с учетом температурных аномалий						
	0°	+1°	+2°	+3°	−1°	−2°	−3°
31 III	6 V	3 V	30 IV	27 IV	10 V	—	—
5 IV	7 V	4 V	2 V	29 IV	10 V	13 V	—
10 IV	8 V	6 V	3 V	1 V	11 V	13 V	15 V
15 IV	9 V	7 V	5 V	2 V	12 V	15 V	17 V
20 IV	11 V	8 V	6 V	4 V	13 V	16 V	18 V
25 IV	13 V	11 V	9 V	8 V	15 V	18 V	20 V
30 IV	16 V	14 V	13 V	12 V	17 V	20 V	22 V
5 V	19 V	18 V	17 V	16 V	20 V	22 V	25 V
10 V	23 V	22 V	21 V	21 V	24 V	26 V	28 V
15 V	27 V	26 V	26 V	26 V	29 V	30 V	1 VI
20 V	31 V	31 V	31 V	31 V	7 VI	3 VI	4 VI
25 V	5 VI	5 VI	5 VI	6 VI	6 VI	7 VI	8 VI
31 V	11 VI	11 VI	12 VI	—	11 VI	12 VI	13 VI
5 VI	15 VI	16 VI	17 VI	—	16 VI	16 VI	17 VI
10 VI	21 VI	22 VI	—	—	21 VI	21 VI	22 VI
15 VI	26 VI	27 VI	—	—	26 VI	26 VI	27 VI
20 VI	1 VII	3 VII	—	—	1 VII	1 VII	1 VII
25 VI	7 VII	8 VII	—	—	6 VII	6 VII	6 VII
30 VI	12 VII	13 VII	—	—	11 VII	11 VII	11 VII

В Центрально-Черноземном заповеднике такие календари составлены для 30 видов дикорастущих (деревьев, кустарников и трав), значительная часть которых является лекарственными, растениями-аллергенами, кормовыми и медоносами. Использование этих календарей может найти широкое применение в различных отраслях народного хозяйства Например, медицина может использовать их для прогноза цветения растений-аллергенов, фармакогнозия — для планирования заготовок лекарственного сырья, лесное хозяйство — для планирования сроков сбора плодов и семян дикорастущих видов и проведения различных лесохозяйственных мероприятий.

ТАБЛИЦА 4

Фенопрогностический календарь начала цветения *Valeriana rossica*

Начало вегетации	Начало цветения с учетом температурных аномалий						
	0°	+1°	+2°	+3°	−1°	−2°	−3°
5 IV	20 V	17 V	13 V	10 V	23 V	27 V	31 V
10 IV	20 V	18 V	15 V	12 V	24 V	27 V	31 V
15 IV	21 V	19 V	16 V	14 V	25 V	28 V	1 VI
17 IV	22 V	20 V	17 V	15 V	25 V	29 V	1 VI
20 IV	23 V	21 V	19 V	17 V	26 V	30 V	2 VI
22 IV	24 V	22 V	21 V	19 V	27 V	30 V	2 VI
25 IV	26 V	24 V	23 V	21 V	29 V	31 V	3 VI
27 IV	27 V	25 V	24 V	23 V	30 V	1 VI	4 VI
30 IV	29 V	28 V	26 V	26 V	31 V	3 VI	5 VI
2 V	31 V	29 V	28 V	28 V	2 VI	4 VI	6 VI
5 V	2 VI	31 V	31 V	31 V	4 VI	5 VI	8 VI
7 V	4 VI	3 VI	2 VI	2 VI	5 VI	7 VI	9 VI
10 V	7 VI	6 VI	5 VI	—	7 VI	9 VI	11 VI
12 V	9 VI	8 VI	8 VI	—	9 VI	10 VI	12 VI
15 V	11 VI	11 VI	10 VI	—	11 VI	12 VI	14 VI
17 V	13 VI	13 VI	12 VI	—	12 VI	14 VI	16 VI
20 V	16 VI	15 VI	15 VI	—	15 VI	16 VI	18 VI
22 V	18 VI	18 VI	18 VI	—	17 VI	18 VI	20 VI
25 V	21 VI	20 VI	20 VI	—	20 VI	21 VI	22 VI
28 V	24 VI	23 VI	23 VI	—	23 VI	23 VI	24 VI
31 V	26 VI	26 VI	26 VI	—	26 VI	27 VI	28 VI
2 VI	28 VI	28 VI	—	—	28 VI	29 VI	30 VI
5 VI	1 VII	1 VII	—	—	1 VII	2 VII	3 VII

ЛИТЕРАТУРА

Г е́ д ы х В. Б. (1976). Прогнозирование наступления фенофаз у видов семейства брусничных в Белоруссии. Экология, 6. — Ж м ы х о в а В. С. (1975). Фенологии плодоношения травянистых растений Стрелецкой степи. Сезонное развитие природы. В кн.: Материалы конференции «Фенология травянистых растений» (11—12 XII 1973, Москва). М. — М у с т а ф а е в А. Р. (1967). Фенопрогностика и биоклиматические оценки по температурно-фенологическим номограммам для Кура-Араксинской низменности. В кн.: Материалы научно-технической конференции по специализированному гидрометеорологическому обслуживанию народного хозяйства. Баку. — П о д о л ь с к и й А. С. (1957). Влияние теплового фактора на развитие сельскохозяйственных растений и сельхозвредителей (экспериментальная и математическая теплофенология). Сельское хозяйство Таджикистана, 4. — П о д о л ь с к и й А. С. (1974). Фенологический прогноз. — У л а н о в а Е. С. (1964). Применение математической статистики в агрометеорологии для нахождения уравнений связей.

Центрально-Черноземный заповедник
им. проф. В. В. Алехина,
Курская обл.

Получено 2 VIII 1977.

УДК 581.526.33 (571.5)

А. А. Прейс

БУГРИСТЫЕ БОЛОТА БАССЕЙНА Р. ХАНТАЙКИ — ПРАВОГО ПРИТОКА Р. ЕНИСЕЙ

A. A. P R E I S. PALSA OF THE BASIN OF THE HANTAIKA RIVER — THE JENISEIRIGHT TRIBUTARY

Даны классификация и динамика бугристых болот. В развитии болот бугристого типа выделяется 5 стадий: зарождение, молодость, зрелость, старость и гибель. Для района исследования характерно преобладание зрелых, старых и разрушенных бугров. Цикл бугрообразования сдвинут в сторону деградации. Приводятся характеристика растительного покрова, торфяной залежи, морфология, распространение в пределах бассейна болот мелко-, плоско- и крупнобугристого подтипа, а также бугристых торфяных плато.

В течение полевых сезонов 1971—1974 гг. нами проводились исследования болот в бассейне р. Хантайки. Эта территория с 1970 г. постепенно затапливается водохранилищем Усть-Хантайской ГЭС. Изучение болот бассейна проводилось с целью выявления активности к всплыванию торфяной залежи при затоплении болот различного типа. Данная статья посвящена характеристике основных типов болот; вопросы всплывания освещены нами в других работах.

Бассейн Хантайки находится в районе 68° с.ш. на территории обширной геоморфологической провинции плоскогорий и низменностей Восточной Сибири (подпровинция — Среднесибирское плоскогорье). Для нее характерны хребты с плоскими каменистыми водоразделами, разделенные молодыми эрозионными и ледниковыми долинами (Тушинский, Давыдова, 1976). Основные изверженные породы — сибирские траппы, главным образом диабазы, излившиеся в доюрское время; почвы района изучены слабо: они представлены в основном маломощными каменистыми, торфяно-болотными и торфяно-глеевыми отложениями (Суслов, 1954). Почвообразовательные процессы испытывают направляющее влияние вечной мерзлоты. Согласно карте распространения вечной мерзлоты в СССР М. И. Сумгина (1940), территория исследования расположена на севере района, в пределах которого обширные пространства вечномерзлых грунтов пронизаны таликами.

Климат здесь умеренно континентальный, избыточно влажный. Среднегодовая температура воздуха — 10° С. Период с отрицательными среднемесячными температурами составляет 8 месяцев. Годовая сумма осадков — 500 мм, годовая величина испарения — 150 мм (Константинов, 1968). Таким образом, данный район относится к зоне избыточного увлажнения, где коэффициент увлажнения (т.е. соотношения осадков и испарения) превышает единицу (Костяков, 1933). Обилие влаги, суровые климатические условия, равнинность территории, наличие вечной мерзлоты, служащей водоупорным горизонтом, приводят к сильному заболачиванию. Как и в других районах Севера, вечная мерзлота оказывает решающее влияние на формирование здесь болот определенного типа. Для южных районов области вечной мерзлоты с островным расположением многолетнемерзлых грунтов наиболее характерны бугристые болота.

При возникновении бугристых болот в разной степени принимали участие такие факторы, как мерзлотное пучение, эрозия, термокарст и естественный процесс торфонакопления. Рост бугра и накопление мерзлоты сочетаются с одновременно идущей термической денудацией. Мерзлотное пучение и разрушение мерзлоты — два основных процесса, следствием которых является возникновение и развитие бугристых комплексов. В зависимости от общей климатической обстановки и местных конкретных физико-географических условий в различные периоды существования болота могли преобладать или процессы мерзлотного пучения, вызывающие вертикальный и плоскостной рост бугров, или термокарст, расчленяющий и разрушающий растущие бугры (Львов и др., 1963; Львов и Иванова, 1963).

Согласно ботанико-географическому районированию Л. В. Шумиловой (1962а, б), бассейн Хантайки относится к Хантайско-Норильскому округу горного предтундрового редколесья, долинных лесов и бугристых лайд (бугристых болот). Господствующими растительными сообществами района являются лиственничные, елово-лиственничные, еловые редколесья из *Larix sibirica* и *Picea obovata* с постоянной примесью березы (Коротков и Дзедзюля, 1969).

По районированию болот СССР, предложенному Н. Я. Кацем (1971), территория наших работ находится в двух провинциях: среднесибирской провинции тундр, лиственничных редколесий и плоскобугристых болот (северная часть района исследования) и среднесибирской провинции северо- и среднетаежных лесов и крупнобугристых болот. В соответствии с современными представлениями, отраженными в докладе С. М. Новикова и Л. А. Усовой «Классификация бугристых болот Западной Сибири»,

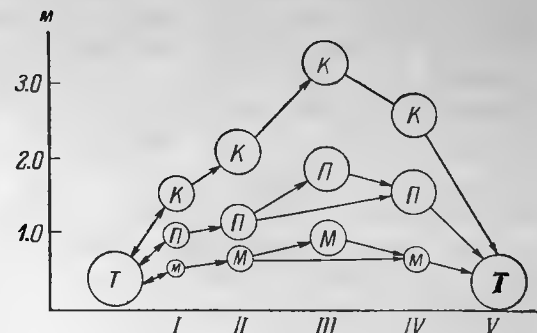


Рис. 1. Схема развития вечномерзлых бугров.

Т — талик (мочажина), *М* — мелкие бугры, *П* — плоские бугры, *К* — крупные бугры.

прочитанном на секции болотоведения ВБО в марте 1977 г., и М. С. Боч и В. В. Мазинга «Экосистемы болот СССР», прочитанном на годичной отчетной сессии БИНа 28 III 1977 г., все бугристые болота рассматриваются в рамках одной провинции. В частности, для Средней Сибири выделена одна среднесибирская провинция бугристых болот.

Болота бассейна р. Хантайки до сих пор специально не изучались, но болота других районов этой провинции описывались в работах Н. И. Кузнецова (1916, 1932), Л. В. Шумиловой (1931), Г. Н. Эндельмана (1936), А. И. Попова (1945), В. И. Орлова (1962, 1963), Н. И. Пьявченко (1963а, б, 1964, 1971), С. П. Ефремова, Н. И. Пьявченко (1964), Н. И. Пьявченко, С. С. Федотова (1967).

Исчерпывающую характеристику бугристых болот различных географических в основном европейских вариантов дал Н. И. Пьявченко в книге «Бугристые торфяники» (1955). Для болот бугристого типа в целом характерно сочетание сухих торфяных вечномерзлых бугров, покрытых олиготрофной кустарничково-мохово-лишайниковой растительностью, с эвтрофными или мезотрофными травяно-сфагновыми или гипновыми мочажинами. Характерным элементом этих болот является также наличие озер термокарстового происхождения. Своеобразие морфологического строения бугристых массивов связано с особенностями их происхождения.

В цикле развития бугров нами выделено 5 стадий: зарождение, молодость, зрелость и гибель. Бугры, находящиеся на разных стадиях, различаются между собой по структуре и составу растительности, размерам и степени выраженности процессов мерзлотного пучения или деградации вечной мерзлоты. Прохождение буграми всех стадий в процессе своего развития не обязательно (Прейс, 1978). Динамику развития бугров хорошо иллюстрирует рис. 1. На оси ординат схемы показана высота бугров, на оси абсцисс цифрами *I*—*V* — стадии развития бугров. *I* — стадия зарождения вечной мерзлоты в талике. Для нее характерно отмирание влаголюбивых мочажинных растений, *II* — молодость — увеличение вспучины и поселение менее влаголюбивых сфагновых мхов, *III* — зрелость — дальнейшее ухудшение условий увлажнения вследствие роста бугра приводит на этой стадии к господству лишайниковых сообществ; типичны первые признаки деградации, *IV* — старость, характеризуется развитой деградацией растительного покрова и мерзлоты бугра, *V* — гибель — полная деградация бугра до озер или воронок термокарстового происхождения. Стрелками на схеме показаны возможные пути развития бугров различных подтипов. Размеры кружков отражают сравнительное изменение в процессе развития площади, занимаемой бугром.

Для бугристых болот бассейна Хантайки характерно преобладание зрелых, старых и разрушенных бугров, термокарстовых провалов и озер. Цикл бугрообразования сдвинут в сторону деградации.

Среди болот бугристого типа мы выделяем 3 основных подтипа: мелко-, плоско- и крупнобугристые. Они отличаются друг от друга по высоте, форме и величине бугров, строению залежи, растительности, возрасту и географическому распространению. Это деление относительно, поскольку между подтипами существуют переходные формы и генетическая связь.

Многими зарубежными авторами в Северной Америке выделяется среди бугристых болот еще один подтип — торфяные плато («peat pla-

teaus»). Они представляют собой плоские торфяные мерзлые пространства площадью в несколько сот квадратных метров и более, высотой 1.0—1.5, а иногда — до 4—5 м (Zoltai, 1972). Сходные образования отмечены и нами в центральной и южной частях бассейна р. Хантайки.

Мелкобугристые болота встречаются в северной, центральной и южной частях бассейна на притоках р. Хантайки: Могокта, Сиговая, Горбиачин и др. По нашим наблюдениям, они приурочены к мелкозалежным участкам: окраинам крупных бугристых массивов, занятых другими подтипами, участкам болот, примыкающим к берегам рек, а также к зонам стока с бугристых массивов; реже слагают массивы целиком.

Мелкобугристые болота характеризуются чередованием округлых повышений, называемых в Финляндии поуну («pounu» — Salmi, 1972), имеющих высоту 0.2—1.0, диаметр округло-эллиптического основания — 0.2—3.0 м, с талыми понижениями в виде замкнутых котловин или ложбин стока. Иногда, сливаясь, бугорки образуют удлиненные сложнолопастные повышения, гряды или группы различных размеров («pounicco» — Ruuhijarvi, 1960; Salmi, 1972).

В растительности мелких бугорков преобладают мхи и кустарнички. В пределах бассейна выявлены два типа мелких бугорков, различающихся по форме, размерам и растительному покрову.

1) Одиночные бугорки высотой 0.5—1.0 м иногда сливаются в небольшие гряды, окружены сильно обводненными мочажинами, составляющими 60—80% площади. Подобные комплексы встречены нами на первой надпойменной террасе р. Сиговая. Растительный покров бугорков состоит из сфагновых и лишайниково-сфагновых сообществ из *Sphagnum fuscum*, *S. rubellum* с примесью лишайников *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina* и мха *Polytrichum commune*. Местами на плотных подушках сфагнов поселяются накипной лишайник *Icmadophila ericetorum*, печеночники родов *Lophozia* и *Scapania*. В разреженном травяно-кустарничковом покрове обычны *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Oxycoccus microcarpus*, изредка к ним примешиваются *Betula nana*, *Ledum palustre*.

2) На мелкобугристых болотах, описанных нами на реках Могокта и Горбиачин, мерзлота бугорков, сливаясь в межбугорковых понижениях, способствует образованию групп мелких бугров, разделенных талыми понижениями. Часто в мочажинах имеются «острова» многолетней мерзлоты и вспучины вновь зарождающихся бугров. Высота зрелых бугорков 0.2—1.0 м. Растительный покров подобных групп отличается более выраженными по сравнению с одиночными бугорками кустарниковым и кустарничковым ярусами, состоящими из *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*; единично встречаются *Carex gynocrates*, *Calamagrostis langsdorffii*. Лишайниково-моховой покров более разнообразен. В нем наряду со *Sphagnum fuscum* господствующее место принадлежит лишайникам *Cladonia alpestris*, *C. sylvatica*, *C. rangiferina* с примесью *C. amaurocraea*, *C. deformis*, *Cetraria islandica*, *Alectoria ochroleuca* и мхов *Polytrichum commune*, *P. alpestre*, *Dicranum* spp. и печеночников.

Небольшое количество разрушающихся бугорков отмечено на всех описанных болотах. Процессы деградации выражаются в нарушении растительного покрова и мерзлого ядра. На поверхности бугорков появляются черные пятна обнаженного торфа, провалы, трещины. В последующем разрушение приводит к появлению небольших термокарстовых воронок. На мелкобугристых болотах бассейна Хантайки нами выявлены все стадии развития бугров.

Мощность торфа в бугорках невелика — до 0.8 м, глубина сезонного оттаивания — 0.1—0.5 м. Залежь — низинного, переходного и верхового типов. Торф преимущественно сфагновый, малой степени разложения (рис. 2, *а*, *б*). В талых понижениях — мочажинах — торф осоковый, гипново-осоковый, сфагново-осоковый со степенью разложения 5—25%. Мочажины покрыты гипновыми и сфагновыми мхами, осоками, пушицами, вахтой и др.

Плоскобугристые болота Правобережья Енисея особенно широко представлены севернее бассейна Хантайки (Шумилова, 1933; Эндельман, 1936; Аврамчик, 1937; Александрова, 1937; Виноградова, 1937; Тюлина, 1937; Пьявченко, 1957, 1963а). Плоскобугристый комплекс описан нами на р. Кулюмбе и ее притоках, а также выявлен при авиаоблете акватории водохранилища на пониженных участках водоразделов рек Хантайка—Рыбная и Хантайка—Курейка. Результаты наблюдений позволяют предположить, что этот подтип чаще всего приурочен к повышенным участкам бессейна, для которых характерны более жесткие микроклиматические условия и бо́льшие уклоны поверхности.

Плоские бугры высотой 0.3—1.0 диаметром основания 2—4, реже до 7 м образуют замысловатую сеть. Молодые бугры до 0.7 м высотой покрыты растительными сообществами из сфагновых мхов *Sphagnum fuscum*, *S. rubellum* и кустарничков *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata* с примесью *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*; у подножия и на пологих склонах бугров — *Sphagnum warnstorfii*, *S. nemoreum*, печеночные мхи, *Rubus chamaemorus*, *Andromeda polifolia*. Зрелые бугры имеют бо́льшую высоту, более крутые склоны, ровную или кочковатую поверхность со следами термической эрозии, ясно выраженный мозаичный характер растительного покрова. Сфагновые группировки встречаются лишь у основания бугров, а по склонам и плоским вершинам они сменяются пятнистыми лишайниковыми и моховыми группировками из кустистых лишайников *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. sylvatica*, *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, реже из бокальчатых форм рода *Cladonia* и мхов *Polytrichum alpestre*, *P. juniperinum*, *Dicranum elongatum*, *D. scoparium*, *D. bonjeanii*, *Dicranella* sp., *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Pleurozium schreberi* и др. В кустарничковом ярусе: *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*.

Плоские бугры сложены низинными, реже переходными и верховыми торфами. В верхней части залежи — фускум, древесно-сфагновый или кустарничковый виды торфа. Степень разложения 5—40%. Глубина залежи 0.5—3.0 м (рис. 2, *в*, *г*). Глубина сезонного оттаивания — 0.3—0.5 м. Межбугровые понижения имеют вечную мерзлоту.

Мочажины плоскобугристых болот сложены такими же, как в буграх, торфами, за исключением верхнего слоя. Глубина залежи 1—1.5 м. В растительности преобладают осоково-сфагновые, осоково-гипновые, пушицево-сфагновые, гипновые сообщества.

Господствующими в районе исследования являются торфяные болота крупнобугристого подтипа. Их распространение связано с островной вечной мерзлотой (Городков, 1928; Railton, Sparling, 1973). Крупнобугристые болота в бассейне Хантайки приурочены к дренированным территориям, долинам рек, имеющим сравнительно мягкие микроклиматические условия, где значительно отепляющее влияние проточных вод.

Форма крупных бугров округлая, грядообразная или лопастная. Их высота варьирует в пределах 1.5—10.0 м. Диаметр основания до 10—20 м у округлых бугров и до 100—500 м — у лопастных. Поверхность сухая, мелкокочковатая, иногда растресканная. По расположению бугров различают болота центрального и периферийного вариантов. На болотах центрального варианта бугры сосредоточены преимущественно в центре массива, окраины заняты талыми участками, а на болотах периферийного варианта бугры приурочены преимущественно к окраинам (Львов и др., 1963).

Растительность крупных бугров носит мозаичный характер. Молодые бугры высотой 1.5—2.0 м покрыты сфагновыми мхами и *Betula nana*. Иногда на буграх присутствуют единичные *Larix sibirica* и угнетенная *Betula pubescens*. Зрелые, высокие бугры на болотах центрального варианта имеют более сложную горизонтальную структуру растительного покрова. У подножий бугров, примыкающих к талым понижениям, на сравнительно пологих склонах узкой до 1 м переходной полосой располагаются пятна

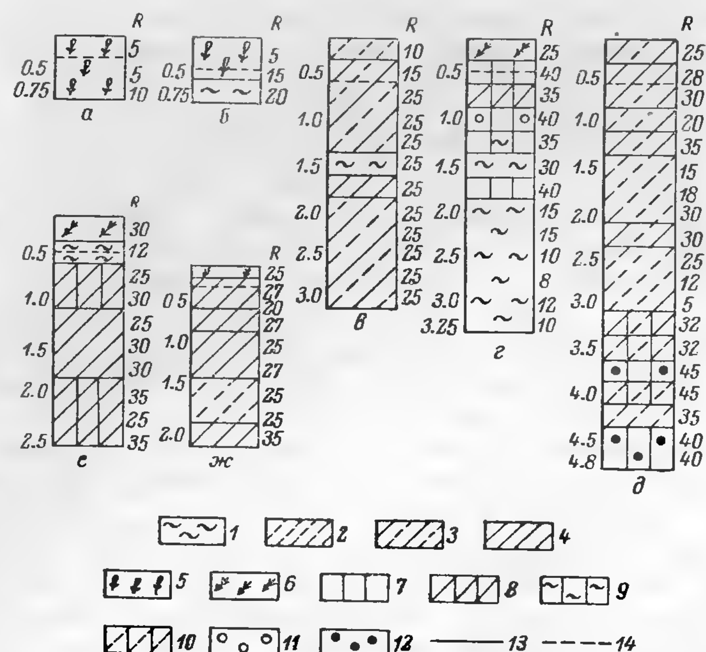


Рис. 2. Строение залежи бугров различных подтипов.

Слева от колонки цифрами обозначена глубина (в м), справа *R* — степень разложения торфа (в %): *а* — торфяное месторождение (т. м.) 224×, скважина торфа (скв.) 1; *б* — т. м. 224×, скв. 3; *в* — т. м. 20, скв. 12; *г* — т. м. 20, шурф 2; *д* — т. м. 2, шурф 1; *е* — т. м. 25, скв. 4; *ж* — т. м. 25, скв. 1. Виды торфа: *1* — сфагновый, *2* — гипновый, *3* — осоково-гипновый, *4* — осоковый, *5* — фускум торф, *6* — кустарничковый, *7* — древесный, *8* — древесно-осоковый, *9* — древесно-сфагновый, *10* — древесно-гипновый, *11* — березовый, *12* — сосновый, *13* — граница между слоями торфа различного ботанического состава, *14* — верхняя граница залегания вечной мерзлоты.

Sphagnum warnstorfii, *S. angustifolium* с обильной *Rubus chamaemorus*, *Comarum palustre*, *Oxycoccus microcarpus*. Выше по склону травяно-сфагновые сообщества сменяются мощным ерниковым поясом из *Betula nana* высотой до 1.0—1.2 м. Для него характерны также *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, редко *Salix lanata*, *S. lapponum*. В мохово-лишайниковом покрове наряду с обильными *Sphagnum fuscum*, *S. rubellum* присутствуют *S. fallax*, *S. nemoreum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. alpestre*, небольшие пятна *Tomenthypnum nitens*, мхов родов *Dicranum*, *Mnium*, кустистых форм *Cladonia*, *Cetraria islandica*, вкрапление печеночников: *Lophozia alpestris*, *Mylia anomala*, *Cephalozia ambigua*, *Orthocaulis kunzeanus* и др. Выше по склону условия увлажнения ухудшаются. Кустарниковый ярус более угнетен. Ерник сильно изреживается и имеет высоту 0.5—0.7 м. Часто доминируют *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, встречаются *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*. Сфагновые мхи заменяются лишайниками родов *Cladonia*, *Cetraria* и мхами *Polytrichum alpestre*, *Dicranum elongatum*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi* с примесью *Dicranum muehlenbeckii*, *D. fuscescens*, *Cinclidium stygium*, печеночных мхов. Еще большее угнетение растительности характерно для вершины бугра. Кустики *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre* имеют высоту 0.1—0.3 м. В напочвенном покрове господствуют лишайники *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. sylvatica*, *C. deformis*, *C. amaurocraea*, *C. elongata*, *C. coccifera*, *C. cucullata*, *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *Alectoria ochroleuca* и мхи *Polytrichum alpestre*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*. Покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 50—60%, на плоских вершинах бугров растительность практически отсутствует. На обнаженном растрескавшемся торфе разбросаны небольшие пятна угнетенных лишайников. Изредка на буграх этого варианта имеются единичные *Larix sibirica* и угнетенная *Betula*

pubescens. Развитый древостой характерен лишь для окраинных бугров болот периферийного варианта, а также для минеральных бугров.

Мощность торфа в буграх до 5.0, глубина оттаивания — до 0.5 м. Торф в буграх имеет степень разложения от 5 до 45%. Представлен низинными осоково-гипновыми, сфагновыми, древесными, гипновыми, осоковыми, редко переходными и верховыми видами (рис. 2, *д*) с большим количеством линз льда толщиной до 0.6 м.

Межбугровые понижения встречаются в виде ложбин и мочажин. Они отличаются степенью увлажнения и наличием мерзлоты и образуют систему стока бугристых болот. Незаболоченные и слабозаболоченные ложбины произошли вследствие разрастания соседних бугров в результате мерзлотного пучения, а также за счет морозного растрескивания и эрозии. Растительность представлена мохово-лишайниково-кустарничковыми фитоценозами и зарослями *Betula nana*. В залежи ложбин присутствует вечная мерзлота, в залежи мочажин — избыточно увлажненных межбугровых понижений — мерзлота отсутствует или залегает глубоко. В образовании мочажин в разной степени принимали участие эрозия, термокарст и естественный процесс торфонакопления. В мочажинах и между буграми часто встречаются озерки и озера термокарстового происхождения. Межбугровые мочажины могут иметь самые различные очертания от округлой до каналовидной (Боч, 1955). Растительность мочажин представлена осоково-гипновыми, осоково-сфагновыми, пушицево-гипновыми, вахтовыми и сабельниковыми сообществами.

Большие территории района исследования занимают грядово-мочажинные болота типа аапа, встречающиеся в сочетании с бугристыми. Реже аапа-болота образуют «чистые» массивы. Крупные, сильно обводненные участки, занимающие значительные площади бугристых болот, заняты грядово-мочажинным комплексом типа аапа. Гряды покрыты кустарником *Betula nana* с примесью *Salix lapponum*, *S. lanata*, *S. myrtilloides*, *Chamaedaphne calyculata*, *Lonicera pallasii*, *Vaccinium uliginosum*, встречаются *Andromeda polifolia*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Empetrum hermaphroditum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Geranium albiflorum*, *Carex limosa*, *C. chordorrhiza*, *Calamagrostis langsdorffii* и др. Моховой покров слагают *Sphagnum warnstorfii*, *S. centrale*, *Tomenthypnum nitens*, *Paludella squarrosa*, *Aulacomnium palustre*, *Meesia triquetra*, *Hylocomium splendens*, виды рода *Mnium*, печеночные мхи. Гряды высотой 0.2—0.5 и шириной 1—5 м, располагаясь поперек длинной оси болота, образуют замысловатую сеть, более густую на участках, примыкающих к буграм и окраинам болот.

В межгрядовых понижениях преобладают гипновые, сфагновые, осоковые, вахтовые и сабельниковые фитоценозы. В центре мочажин иногда располагаются озерки площадью от нескольких квадратных метров до нескольких гектар и более. Растительный покров мочажин слагают *Carex limosa*, *C. rostrata*, *C. rotundata*, *C. irrigua*, *C. canescens*, *Eriophorum polystachyon*, *E. russeolum*, *Trichophorum alpinum*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Drosera anglica*, *D. rotundifolia*, *Equisetum fluviatile* и др. В моховом покрове господствуют *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus exannulatus*, *D. vernicosus*, *D. intermedius*, *D. fluitans*, *D. sendtneri*, *Calliergon giganteum*, *C. stramineum*, *C. cordifolium*, *Paludella squarrosa*, *Meesia triquetra*, сфагновые мхи *Sphagnum riparium*, *S. teres*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium* (два последних на более сухих местах) печеночные мхи *Lophozia ventricosa*, *Cephalozia affines*, *Gymnocolea inflata*, *Pelia* sp., *Marchantia polymorpha*.

Залежь мочажин сложена низинными осоково-гипновыми, гипновыми, осоково-сфагновыми и другими торфами низкой и средней степени разложения (рис. 3). Под грядами низинные торфы с примесью древесных остатков перекрыты в поверхностном слое переходными.

Торфяные плато выявлены нами на реках Сиговая, Горбиачин, Брус. На р. Сиговая площадь плато достигает 30 га, высота — 3—7 м. В пределах плато имеются несколько термокарстовых провалов, мочажин и озер.

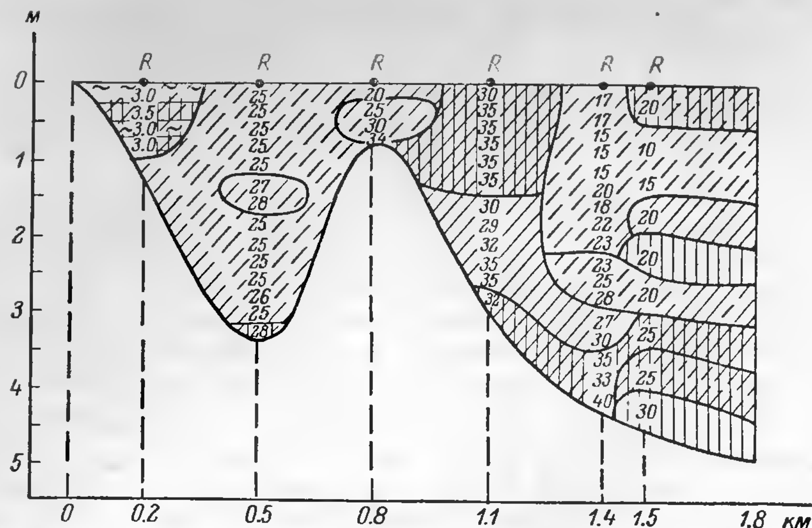


Рис. 3. Профиль участка талой залежи т. м. 224ˣ, занятого грядово-мочажинным комплексом типа аапа.

Пять наиболее крупных озер имеют площади более 100 м². На реках Горбиачин и Брус площадь каждого плато достигает нескольких сот гектар, высота — 1—3 м. Явления деградации выражены слабее.

Растительный покров плато представлен сложными мозаичными кустарниково-кустарничково-лишайниково-моховыми фитоценозами, сходными с ценозами других подтипов бугристых болот.

Залежь торфяных плато также сходна по строению с залежью бугров других подтипов района исследования (рис. 2, *е*, *ж*).

Кроме бугристых и аапа-болот, в районе исследования встречаются осоково-гипновые, осоково-сфагновые и пушицево-сфагновые болота, характеризующиеся вытянутой формой и приуроченные к долинам стока. Однако господствующими являются бугристые и аапа. Соединяясь в массивы, они образуют сложные болотные системы, достигающие десятков и даже сотен квадратных километров, вместе с тем примерно 70% всех болот имеют небольшую площадь (5—50 га). Наиболее распространены низинные виды залежи: осоково-гипновая (25%), гипновая (18%), многослойная топяная (11%), топяно-лесная (11%), осоковая (10%). Более половины всех отобранных образцов торфа имеют низкую степень разложения. Среди низинных болот имеются отдельные участки с залежью переходного типа и очень редко верхового (в буграх). Заболоченность бассейна р. Хантайки — около 40%. Запасы торфа сравнительно велики. Объемы только затапливаемого Хантайским водохранилищем торфа на площади 78.5 тыс. га составляют более 1.68 млн. м³.

Болота бугристого типа занимают значительные пространства на севере Евразии и Северной Америки. В теории происхождения и развития бугристых комплексов еще много неясного, поэтому познание их природных особенностей представляет научный и хозяйственный интерес, особенно в настоящее время, когда в районах их распространения идет интенсивное строительство дорог, нефте- и газопроводов, водохранилищ и др. Прогнозы динамики этих болот под влиянием хозяйственной деятельности, их поведение при затоплении водами водохранилищ, при использовании как несущих оснований и т. п. возможны лишь при детальном изучении их структурных особенностей.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. (1937). Геоботаническая и пастбищная характеристика района реки Дудыпты. Тр. Аркт. инст., 63, Геоботаника. — Александрова В. Д. (1937). Тундры правобережья р. Попигай. Тр. Аркт. инст., 63, Гео-

ботаника. — Боч С. Г. (1955). К геоморфологии крупнобугристого рельефа. Матер. по геол. и полезным ископаемым, нов. сер., 2, 9. — Виноградова А. Н. (1937). Геоботанический очерк оленьих пастбищ района р. Пясины. Тр. Аркт. инст., 63, Геоботаника. — Городков Б. Н. (1928). Крупнобугристые торфяники и их географическое распространение. Природа, 6. — Ефремов С. П., Н. И. Пьявченко. (1964). О генезисе бугристых болот бассейна Подкаменной Тунгуски. Изв. СО АН СССР, серия биол.-мед. наук, 12, 3. — Кац Н. Я. (1971). Болота земного шара. — Константинов А. Р. (1968). Испарение в природе. — Коротков И. А., А. А. Дзедзюля. (1969). Леса бассейна реки Хантайки. В кн.: Типы лесов Сибири, Красноярск. — Костяков А. (1933). Перспективы мелиорации в СССР. — Кузнецов Н. И. (1916). Растительность Енисейской лесотундры. Предварит. отчет о бот. исслед. в Сибири и Туркестане в 1914 г. — Кузнецов Н. И. (1932). Лайды в низовьях р. Енисея, их строение, образование и место в классификационной системе лесо-болотных образований. Тр. полярн. комис. АН СССР, 12. — Львов Ю. А., Г. М. Иванова. (1963). Провальные (термокарстовые) депрессии на крупнобугристых торфяниках района падения Тунгусского метеорита. В кн.: Проблема Тунгусского метеорита. Томск. — Львов Ю. А., Л. И. Лагутская, Г. М. Иванова, В. И. Мильчевский, А. Ф. Райфельд, В. И. Говорухин, А. П. Бояркина. (1963). Болота района падения Тунгусского метеорита. В кн.: Проблема Тунгусского метеорита. Томск. — Орлов В. И. (1962). Некоторые особенности бугристых торфяников в районе Игарки. Изв. ВГО, 1. — Орлов В. И. (1963). Некоторые особенности бугристых торфяников в районе Игарки. Уч. зап. Тартус. гос. унив., 7, 145. — Попов А. И. (1945). Происхождение бугристых торфяников Енисейско-Тазовского междуречья. В кн.: Рефераты научн.-иссл. работ за 1944 г. Отд. Геол.-геогр. наук АН СССР. — Прейс А. А. (1978). Бугристые болота бассейна реки Хантайки и их динамика. В кн.: Генезис и динамика болот. М. — Пьявченко Н. И. (1955). Бугристые торфяники. — Пьявченко Н. И. (1957). Условия произрастания древесной растительности на ее северном пределе. Тр. инст. леса АН СССР, 36. — Пьявченко Н. И. (1963а). К изучению болот Красноярского края. В кн.: Заболочен. леса и болота Сибири. — Пьявченко Н. И. (1963б). Особенности растительного покрова и строение некоторых болот Красноярского края. Уч. зап. Тартус. гос. унив., 7, 145. — Пьявченко Н. И. (1964). О генезисе и эволюции бугристых болот в бассейне реки Енисея. Докл. сибирск. почвоведов к VIII международ. почвен. конгрессу. — Пьявченко Н. И. (1971). К изучению палеографии севера Западной Сибири в голоцене. В кн.: Палинология голоцена. — Пьявченко Н. И., С. С. Федотов. (1967). Природа лесотундры Таз-Енисейского междуречья. В кн.: Растительность лесотундры и ее освоение. Л. — Сумгин М. И., С. П. Качурин, Н. И. Толстихин, В. Ф. Тумель. (1940). Общее мерзлотоведение. — Суслов С. П. (1954). Физическая география СССР. Азиатская часть. — Тушинский Г. К., М. И. Давыдова. (1976). Физическая география СССР. — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Аркт. инст., 63, Геоботаника. — Шумилова Л. В. (1931). О бугристых торфяниках южной части Туруханского края. Изв. Томск. русск. бот. общ., 3, 1—2. — Шумилова Л. В. (1933). Материалы по изучению оленьих пастбищ в районе озера Пясино и Норильских гор Туруханского края. Матер. по изуч. Сибири, IV. — Шумилова Л. В. (1962а). Ботаническая география Сибири. — Шумилова Л. В. (1962б). Схема ботанико-географического районирования Красноярского края. Вопр. геогр. Сибири, 4. — Эндельман Г. Н. (1936). Торфяные болота Енисейского севера. Тр. Центр. торф. опыт. станции, 1. — Railton I. B., I. H. Sparling. (1973). Preliminary studies on the ecology of palsa mounds in northern Ontario. Can. J. Bot., 51, 5. — Ruuhijarvi R. (1960). Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Ann. Botan. Soc. Vanamo, 31, 1. — Salmi M. (1972). Present developmental stages of palsas in Finland. Proc. of the 4th. Intern. Peat Vong., I—IV. Helsinki. — Zoltai S. C. (1972). Palsas and peat plateaus in central Manitoba and Saskatchewan. Can. J. Forest Res., 2, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VI 1977.

УДК 632.51 (234.81)

Е. В. Шлякова

СЕГЕТАЛЬНЫЕ СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО И ЗАПАДНОГО РАЙОНОВ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

E. V. SHLYAKOVA. SEGETAL WEEDS OF THE NORTH-WEST AND WEST REGIONS OF THE MIDDLE RUSSIAN HILLS

В посевах северо-западного и западного районов Среднерусской возвышенности выявлено 137 сегетальных сорных видов (антропохоров и апофитов), из них 58 многолетников, 7 — двулетников, 72 — однолетников. Посевы озимых и яровых культурных растений засоряют 85 видов, пропашных — 56, многолетних трав — 66, однолетних травосмесей — 48 видов. На деградированном черноземе поймы р. Оки отмечена группа антропохоров посевов пропашных культур степной и лесостепной сорной флоры.

Западная часть Среднерусской возвышенности занимает территорию Брянской области, а северо-западная — Калужской. Расположены они в подзонах смешанных и широколиственных лесов, на юге захватывают лесостепь. Почвы дерново-подзолистые, на юге встречается деградированный чернозем (Зеленецкая, 1964; Зеленецкая и др. 1971; Толчаин, 1967; Жучкова, Пастернак, 1968; Соловьева, Хомутова, 1969; «Агроклиматический справочник по Брянской области», 1960; «Агроклиматический справочник по Калужской области», 1958).

Видовой состав сорных растений северо-западного и западного районов Среднерусской возвышенности описан в общих флористических работах П. П. Саницкого (1883), М. И. Голенкина (1890), С. Н. Милютина (1890), Д. И. Литвинова (1895), Д. Ф. Святского (1905), А. Ф. Флерова (1904, 1906, 1912), А. И. Мальцева (1913), В. Н. Козлова (1932), Н. А. Егоровой, Н. Я. Таскаевой (1972), Г. И. Пашковой (1974), Ю. Е. Алексеева и др. (1975), А. Д. Бухалова и др. (1975).

Обследование посевов северо-западного и западного районов Среднерусской возвышенности мы провели в 1975 г. Просмотрено 215 полей 13 хозяйств в окрестностях следующих географических пунктов: Калуга, Медынь, Бабынино, Козельск, Клинцы, Почеп, Жуковка, Севск (см. карту), по методике, рекомендованной Мальцевым (1909) для маршрутных исследований.

В указанных частях Среднерусской возвышенности возделываются озимые зерновые (пшеница, рожь), яровые (ячмень, овес, гречиха), пропашные (картофель, капуста, томаты, огурцы, кормовая и сахарная свекла — растет только в Севском районе), а также горох, люпин, многолетние травы (клевер, люцерна, злаки). Кукуруза, подсолнечник и однолетние травосмеси выращиваются в качестве силосных культур.

Биологический состав сорных растений посевов различных хозяйственно-биологических групп культурных растений показан в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Биологический состав сегетальных сорных растений посевов северо-западного и западного районов Среднерусской возвышенности

Хозяйственно-биологические группы культурных растений	Общее число сорных видов	Биологические группы сорных растений		
		многолетники	двулетники	однолетники
Озимые	85	37	4	44
Яровые	85	37	4	44
Пропашные	56	21	—	35
Многолетние травы	66	39	3	24
Однолетние травосмеси	47	21	5	21



Точки — города и села, в окрестности которых проведены обследования посевов; *прерывистой волнистой линией* обозначены границы северо-западного и западного районов Среднерусской возвышенности.

Из общего числа сорно-полевых видов указанного региона многолетники составляют 43% (58 видов), двулетники — 5% (7 видов), однолетники — 52% (72 вида).

Видовой состав наиболее часто встречающихся сорно-полевых растений названных районов Среднерусской возвышенности дан в табл. 2. Среди указанных в ней растений выделяется группа видов, способных произрастать в посевах всех возделываемых культурных растений данного географического региона. В нее входят 19 видов, что составляет 13% от общего числа зарегистрированных нами сорных растений. В составе этой группы имеются обычные для лесной зоны сорные апофиты — корневищные *Elytrigia repens*[1], *Equisetum arvense*, *Mentha arvensis*, корнеотпрысковые антропохоры — *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia virgata*, стержнекорневой степной вид *Nonea pulla*, кистекорневой лесной придорожный вид *Plantago major*, однолетники — *Centaurea cyanus*, *Erysimum cheiranthoides*, *Tripleurospermum inodorum*, *Stellaria media* и др.

Большинство посевов (кроме многолетних трав) засорено *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca* — представителями степной и лесостепной сорной флоры.

Характерной особенностью видового состава сорных растений региона является повышенная встречаемость по сравнению с более северными районами *Delphinium consolida*, *Herniaria polygama* в посевах озимых, *Artemisia absinthium*, *Knautia arvensis* — в посевах всех культур.

Centaurea cyanus засоряет до 80% полей зерновых и пропашных культур, причем до 26% полей яровых зерновых засорено этим видом в обилии 3 балла. Высокую засоренность полей *Centaurea cyanus* можно объяснить не только почвенно-климатическими условиями, но и историческими обстоятельствами: земледелие в этом районе развивается со II тысячелетия до н. э. (Брюсов, Сахаров, 1957).

Из четырех видов рода *Galeopsis* в посевах озимых чаще, чем в посевах других культурных растений, встречается *G. ladanum*; *Herniaria glabra* приурочен к посевам многолетних трав, *H. polygama* более пластичен и засоряет посевы нескольких биологических групп культурных растений.

В табл. 2 значатся как самостоятельные виды *Cirsium arvense* и *C. setosum*. Не вникая в довольно противоречивые сведения по синонимике этих видов, отмечаем, что, кроме различий по морфологии стеблей, листьев, ареалов, эти виды имеют разную экологию. Распространенный в Западной Европе *C. arvense* на территории нашей страны засоряет посевы западных областей. В посевах БССР этот вид более обременителен, чем *C. setosum* (Шлякова, 1972). Если на территории БССР *C. arvense* засоряет 23% полей, из которых у 8% полей отмечалась засоренность в 3 балла, то на северо-западе и западе Среднерусской возвышенности им засорено до 10% полей и в обилии не выше 2 баллов. На севере и в центральных районах возвышенности этим видом засорено до 2% полей. В посевах Горьковской области *C. arvense* нами вообще не встречен (Шлякова, 1976). Север-

[1] Латинские названия растений даны по «Флоре СССР», тт. I—XXX (1934—1964), «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964), «Своду дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав наиболее часто встречающихся сорных растений в посевах северо-западной и западной частей Среднерусской возвышенности

Вид	Озимые		Яровые		Пропашные		Многолетние травы		Однолетние травосмеси	
	число полей (в %), где отмечен вид									
	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла
Achillea millefolium	18	2	17	—	—	—	19	10	20	—
Agrostis gigantea	16	11	—	—	3	—	—	—	—	—
Apera spica-venti	10	4	10	4	—	—	14	5	7	—
Artemisia absinthium	18	—	10	—	10	—	42	—	—	—
A. vulgaris	3	—	20	1.5	17	—	14	—	13	—
Capsella bursa-pastoris	25	3	10	1.5	7	—	14	—	20	—
Centaurea cyanus	63	22	80	26	34	9	43	5	62	—
Chenopodium album	63	11	78	40	85	40	—	—	76	23
Ch. glaucum	—	—	3	—	14	2	—	—	—	—
Cirsium arvense	10	—	—	—	10	—	14	—	6	—
C. setosum	80	15	55	30	31	6	77	37	20	6
Convolvulus arvensis	25	9	37	1.5	27	4	13	10	40	23
Crepis tectorum	20	—	13	—	4	—	43	—	—	—
Delphinium consolida	18	—	3	—	—	—	—	—	—	—
Echinochloa crus-galli	9	4	17	6	72	30	—	—	20	—
Elytrigia repens	64	33	33	25	45	10	58	36	23	20
Equisetum arvense	63	15	63	34	51	13	31	16	44	12
Erigeron canadensis	17	1.5	8	—	—	—	24	—	—	—
Erodium cicutarium	9	—	10	—	—	—	—	—	6	—
Erysimum cheiranthoides	8	—	13	2	10	—	17	—	6	—
Euphorbia virgata	8	—	10	—	10	—	30	—	20	—
Fumaria officinalis	6	—	6	—	46	4	—	—	6	—
Galeopsis bifida	28	—	29	1	13	—	—	—	6	—
G. ladanum	13	—	8	—	—	—	—	—	—	—
G. speciosa	16	—	26	—	12	—	—	—	20	—
G. tetrahit	7	—	10	1	3	—	—	—	—	—
Gypsophila muralis	7	7	7	—	—	—	18	5	13	—
Herniaria glabra	—	—	—	—	—	—	30	—	—	—
H. polygama	27	13	—	—	—	—	14	—	6	—
Knautia arvensis	9	—	7	—	4	—	17	—	—	—
Lycopsis arvensis	—	—	13	3	4	—	—	—	—	—
Matricaria discoidea	11	—	12	—	23	—	8	5	—	—
Mentha arvensis	13	4	26	7	31	8	8	5	13	—
Nonea pulla	3	—	7	—	3	—	30	—	13	—
Plantago lanceolata	—	—	—	—	—	—	30	5	—	—
P. major	16	—	27	7	3	—	60	30	20	—
Polygonum convolvulus	66	4	49	10	31	8	14	—	31	—
P. lapathifolium	11	—	21	6	43	13	—	—	25	—
Raphanus raphanistrum	30	—	27	10	70	20	—	—	75	42
Rumex acetosella	27	7	10	1.5	7	—	60	—	20	—
R. crispus	10	—	13	—	3	—	16	—	6	—
Setaria glauca	17	7	15	6	13	6	—	—	6	—
Sonchus arvensis	21	4	76	45	36	2	19	10	40	25
Spergula arvensis	11	—	6	—	20	—	14	—	—	—
S. sativa	10	—	12	4	—	—	8	—	13	—
Stachys palustris	21	—	56	7	37	8	11	—	60	6
Stellaria media	8	—	15	—	16	8	—	—	—	—
Tanacetum vulgare	6	—	7	—	—	—	42	—	6	—
Taraxacum officinale	10	—	3	—	3	—	29	—	6	—
Trifolium arvense	13	—	6	—	—	—	14	—	6	—
Tripleurospermum inodorum	54	13	48	12	31	8	60	21	25	—
Veronica arvensis	10	2	3	1.5	—	—	—	—	—	—
Viola arvensis	18	2	11	—	4	—	—	—	13	—

нее БССР, в Новгородской обл., им засорено 4% полей, в Ленинградской он произрастает, как правило, на рудеральных местах. Таким образом, чем дальше на восток и на север от основного очага распространения на нашей территории — БССР и УССР — *C. arvense* все реже встречается и, наконец, становится рудеральным растением.

Подобными экологическими особенностями обладают и другие виды с «западным центром распространения» — *Anthemis arvensis*, *Geranium pusillum*, а также представители степной и лесостепной сорной флоры и виды с «восточными центрами распространения». Только на рудеральных местах в лесной зоне встречаются некоторые выходцы из степной и лесостепной зон, иногда они достигают высоких северных широт. Так, в окрестностях г. Кировска Мурманской обл. нами отмечены *Hyoscyamus niger* высотою до 60 см в состоянии цветения, *Sisymbrium altissimum* высотою до 80 см в состоянии начала плодоношения, в окрестностях г. Ухты Коми АССР — *Descurainia sophia* высотою до 100 см находилась в состоянии осыпания семян. Некоторые сегетальные виды Сибири на территории европейской части СССР растут на мусорных местах (*Cannabis ruderalis*). Сорно-полевой *Bunias orientalis* западнее Пермской обл. в основном является рудеральным растением, а в окрестностях Ленинграда образует заросли на полотне железной дороги как типичный «железнодорожный» сорняк.

Приведенные выше примеры свидетельствуют о снижении жизнеспособности и вместе с этим конкурентоспособности у сорно-полевых видов на пределах их ареалов. Лишенные возможности произрастать в посевах такие виды селятся на рудеральных местах — открытых фитоценозах. Эта группа рудеральных растений, происшедшая из сегетальных, должна быть выделена в самостоятельную рудерально-сегетальную группу. По классификации Циммермана (Zimmermann, 1907), Теллюнга (Thellung, 1915, 1918), Мальцева (1932, 1962), она отнесена к настоящим рудеральным растениям. Однако по происхождению и экологии виды этой группы отличаются от типичных рудеральных растений, во всяком случае на территории СССР.

Отмеченный выше *Cirsium arvense* как западноевропейский элемент флоры является представителем рудерально-сегетальной группы сорных растений. *C. setosum* — восточноевропейский элемент — относится к типичным сорно-полевым видам и сохраняет эту особенность до пределов его распространения — северных границ лесной зоны.

При обследовании поймы р. Оки в окрестностях Калуги на полях пропашных культур нами встречены сорные виды из степной и лесостепной флоры — *Amaranthus retroflexus*, *A. lividus*, *Galinsoga parviflora*, *Solanum nigrum*, *Stachys neglecta*, *Xanthium strumarium*. Встречаемость их показана в табл. 3. Появление этих видов на границе подзоны смешанных и широколиственных лесов, по-видимому, можно объяснить историей «окской» флоры. О произрастании степных видов за пределами чернозема писал А. Н. Краснов (1880). Комплексы видов из экстразональной степной флоры на известковых обнажениях р. Оки исследовали Д. А. Кожевников и В. А. Цингер (1880), С. Н. Милютин (1890), А. Ф. Флеров (1904, 1906, 1907, 1908). «Окскую» флору изучали А. В. Кожевников (1932), П. А. Смирнов (1925, 1937, 1958), Н. И. Китайцев (1925), И. П. Мездряков (1925), Р. Н. Дьякова (1953) и др. Наличие отдельных «островков» степной флоры севернее степной зоны объясняется или первичностью в данном районе, или заносом течением р. Оки со Среднерусской возвышенности, или заносом животными и человеком.

Отмеченная нами группа видов антропохоров может быть причислена к «окской» антропогенной флоре. Произраставший на деградированном черноземе указанный в табл. 3 комплекс степных антропохоров, видимо, появился здесь в недавнее историческое время: возможно, семена были занесены при половодьи или с посевным материалом. В повышенной части поймы на серой песчаной почве и на коренном берегу р. Оки на серой суглинистой почве в посевах указанные в табл. 3 степные и лесостепные

ТАБЛИЦА 3

Встречаемость лесостепных и лесных сорных видов в посевах пропашных культур в пойме р. Оки и на ее коренном берегу

Виды	Пойма		Коренной берег	
	почва			
	оподзоленный чернозем		серая лесная	
	наибольший балл обилия	встречаемость [1]	наибольший балл обилия	встречаемость
Amaranthus lividus+[2]	3	60	—	—
A. retroflexus+	3	100	—	—
Chenopodium album	3	60	3	64
Convolvulus arvensis+	2	20	—	—
Echinochloa crus-galli+	3	100	2	16
Equisetum arvense	2	20	3	48
Galinsoga parviflora+	2	40	—	—
Polygonum lapathifolium	3	80	3	48
Setaria glauca+	3	40	—	—
Solanum nigrum +	2	20	—	—
Sonchus asper	3	40	—	—
S. oleraceus	2	20	—	—
Stachys neglecta+	2	40	—	—
Tripleurospermum inodorum	2	20	3	32
Xanthium strumarium+	2	20	—	—

Примечание. [1] Встречаемость — число полей (в %), где встречен вид; [2] Знаком + виды из сорной флоры степи и лесостепи.

виды не встречены. Однако на всей территории северо-западного и западного районов Среднерусской возвышенности эти виды засоряют посевы на дерново-подзолистых и подзолистых почвах. Об этом свидетельствует табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Встречаемость степных и лесостепных сорных видов (в %) в разных географических пунктах Среднерусской возвышенности

Виды	Севск (дч)	Клинцы (сп)	Почеп (сг)	Жуковка (сп)	Козельск (сп)	Бабынино (сп)	Калуга (сп)
	суммы температур выше +10° С						
	2400	2300	2300	2200	2200	2100	2100
Amaranthus lividus	12	3	7	7	—	—	7
A. retroflexus	12	7	7	2	2	2	20
Convolvulus arvensis	50	3	3	—	53	75	10
Delphinium consolida	3	2	7	2	7	9	3
Echinochloa crus-galli	60	20	30	33	17	25	23
Euphorbia virgata	24	13	20	—	20	10	3
Herniaria glabra	15	—	3	—	—	—	—
H. polygama	6	20	3	—	—	—	—
Nonea pulla	24	—	—	—	—	—	—
Setaria glauca	24	30	10	10	3	—	7

Примечание. В скобках дано обозначение почв: дч — деградированный чернозем, сп — супесчаные, сг — суглинистые.

В окрестностях указанных в табл. 4 населенных пунктов обследовано от 24 до 33 полей. Имеется возможность сравнить встречаемость в посевах отдельных видов на черноземной и дерново-подзолистой почвах. Так, для *Nonea pulla* высшая встречаемость зарегистрирована для окрестностей г. Севска, где этот вид произрастает в посевах всех культурных расте-

ний (ср. табл. 2). Однако *N. pulla* может расти в посевах (особенно многолетних трав) на подзолистых почвах лесной зоны до окрестностей г. Луги Ленинградской обл. Чувствительны к почвам виды рода *Herniaria*, которые чаще засоряют посевы на черноземной почве и на серой лесной.

На распространение сорных растений влияют температурные условия: наибольшая встречаемость многих видов (табл. 4) констатирована при суммах температур выше +10° (2400—2300°).

Видовой состав возделываемых культур растений и приемы выращивания влияют на встречаемость того или иного сорного вида. Так, возделывание пропашных культур способствует повышению встречаемости *Amaranthus lividus*, *A. retroflexus*, *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca*.

При изучении расселения сорно-полевых растений следует учитывать также исторический (генетический) фактор. Как видно из табл. 2, в посевах северо-западного и западного регионов Среднерусской возвышенности встречаются западноевропейские элементы флоры — *Galeopsis tetrahit*, *Cirsium arvense*, западноевропейско-средиземноморский — *Trifolium arvense*, туранско-восточно-средиземноморские — *Artemisia absintium*, *Nonea pulla* и др. Посевы региона засоряют сорно-полевые виды американского происхождения — *Amaranthus lividus*, *A. retroflexus*, *Erigeron canadensis*, а также виды, широко распространенные в субтропических и тропических странах — *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca*, *S. viridis*.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический справочник по Брянской области. (1960). — Агроклиматический справочник по Калужской области. (1958). — Алексеев Ю. Е., В. В. Макарова, Г. М. Проскурякова, А. К. Скворцов. (1975). Новые флористические находки в Брянской области. Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 5. — Брюсов А. Я., А. М. Сахаров. (1957). Исторический очерк. Первобытно-общинный строй. — Бухалов А. Д., Э. М. Величко, Е. В. Велинский, В. Г. Катышевцева. (1975). Новые материалы к флоре Брянской области. Бюлл. МОИП, 9. — Голенкин М. И. (1890). Материалы для флоры юго-восточной части Калужской губернии. Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи, отд. бот., 1. — Дьякова Р. Н. (1953). Степная растительность Зарайского района Московской области. Бюлл. МОИП, 58, 1. — Егорова Н. А., Н. Я. Таскаева. (1972). Флора и краткий обзор растительности района Сатинской географической станции Московского университета. — Жучкова В. К., А. К. Пастернак. (1968). Районирование Брянской области по преобладающим типам сельскохозяйственных земель. Сб. н.-иссл. раб. — Зеленецкая И. Л. (1964). Лесная растительность юго-восточной части Калужской области. Уч. зап. гос. пед. ин-та им. К. Э. Циолковского, 13. — Зеленецкая И. Л., А. Л. Зеленецкий, Л. И. Куракина, Л. А. Сергеев. (1971). О зональном типе растительности Калужской области. Бот. ж., 58, 9. — Китайцев Н. И. (1925). Флора окских намывных песков у г. Мурома. Раб. Окской биол. станции в г. Муроме, 3, 2—3. — Кожевников А. В. (1932). Степные элементы дубравы в районе р. Безпуты (Ивановский и Каширский районы Московской области). Бюлл. МОИП, 41, 1. — Кожевников Д. А., В. А. Цингер. (1880). Очерк флоры Тульской губернии. Тр. СПб. общ. естествоисп., 11, 1. — Козлов В. Н. (1932). Список новых редких растений Жиздринского района Западной области. Научн. изв. Смол. гос. ун-та, 2. — Краснов А. Н. (1880). Материалы для знакомства с флорой северной границы черноземного пространства. Тр. СПб. общ. естествоисп., 15, 2. — Литвинов Д. И. (1895). Список растений дикорастущих в Калужской губернии с указанием полезных и вредных. — Мальцев А. И. (1909). Элементы сорной растительности на полях Петербургской губернии. Тр. Бюро по прикл. бот., 2, 2. — Мальцев А. И. (1913). Ботанический анализ сорных элементов в ячмене из лесной области европейской России. Тр. Бюро по прикл. бот., ген. и сел., 6, 12. — Мальцев А. И. (1932). Сорно-полевая растительность и меры борьбы с нею. — Мездряков И. П. (1925). К изучению растительности поемных городских лугов за р. Окой г. Мурома. Раб. Окской биол. станции в г. Муроме, 3, 2—3. — Милютин С. Н. (1890). Материалы по флоре известняков р. Оки. Матер. к познанию фауны и флоры Российской империи, отд. бот., 1. — Пашкова Г. И. (1974). Материалы к флоре северо-запада Калужской области. Докл. высш. школы, 1. — Саницкий П. П. (1883). Очерк флоры Калужской губернии. Тр. СПб. общ. естествоисп., 14, 12. — Святский Д. Ф. (1905). Очерк растительности Севского уезда Орловской губернии. Матер. к позн. природы Орловск. губ., 3. — Смирнов П. А. (1925). Из результатов геоботанического исследования долины р. Оки в Московской губернии в 1923—24 гг. В кн.: Раб. Окской биол. станции в г. Муроме, 3, 2—3. — Смирнов П. А. (1937). Геоботанические исследования в Приокской полосе Москов-

ской области. Бюлл. МОИП, 46, 4. — Смирнов П. А. (1958). Флора Приокско-террасного государственного заповедника. Тр. Приокскотерр. гос. запов., 2. — Соловьева М. П., М. С. Хомутова. (1968). Опыт геоботанического районирования Калужской области. Бот. ж., 54, 5. — Толчаин Г. Л. (1967). Растительный покров Брянской области. Уч. зап. Новозыбк. пед. инст., 6. — Флеров А. Ф. (1904). О связи растительного покрова с почвой. Тр. Оценочного статист. отдел. Калужской губ. зем. упр., 2. — Флеров А. Ф. (1906). О ботанико-географических исследованиях в Окском бассейне в 1906 г. — Флеров А. Ф. (1907). Растительность Средней России. Растительность Окского бассейна. В кн.: Федченко Б. А., А. А. Флеров. Растительность России, сер. I, 1, 2. — Флеров А. Ф. (1912). Растительность Окской долины. Русск. бот. ж., 3—6. — Флеров А. Ф. (1912). Флора Калужской губернии. Калуга. — Шлякова Е. В. (1972). Сегетальная сорная флора Белоруссии. Бот. ж., 57, 6. — Шлякова Е. В. (1976). Сегетальная флора Горьковской области. Бот. ж., 61, 1. — Thellung A. (1915). Pflanzenwanderungen unter dem Einflus des Mencshen. Bot. Jahrb., 115. — Thellung A. (1918). Zu terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik. Allgem. Bot. Zeitschr., 24, 9. — Zimmermann F. (1907). Die Adventiv-und Ruderalflora von Mannheim, Lüdwigshafen und der Pfalz nebst den setlteneran einheimischen Blütenpflanzen und den Gefässkryptogamen.

Ленинград. Получено 3 III 1976

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.441 : 002.01 : 581.1

Transport in plants, II. Part A, Cells. Part B. Tissues and Organs. Ed. by U. Lüttge and M. G. Pitman. Berlin, Springer, 1976. (Encyclopedia of Plant Physiology. New Series, v. 2). (**Транспорт в растениях, II.** Часть А. Клетки. Часть Б. Ткани и органы. Энциклопедия по физиологии растений. Новая серия, т. 2, 1976)

L. A. FILIPPOVA. (A REVIEW)

Первые три тома новой серии «Энциклопедии по физиологии растений» посвящены проблемам поглощения и транспорта веществ у растений. Первый том, в котором дан анализ проблем флоэмного транспорта, был издан в 1975 г. Рецензия на него, написанная Ю. В. Гамалеем, опубликована в «Ботаническом журнале» (т. 61, № 7, с. 1026—1027).

Второй том состоит из двух частей, каждая из которых представляет собой отдельную книгу, состоящую из глав, написанных разными авторами. Несколько более близких по тематике глав объединены в разделы («секции», по терминологии редакторов).

В первой части тома имеются три раздела: первый посвящен основным идеям, положенным в основу изучения транспорта на уровне клетки; здесь же обсуждаются структура клеточной стенки, биофизика транспорта, электрические свойства мембран. Во втором разделе приведены данные по транспорту у растений, для которых симпластный транспорт не является основным: водоросли, грибы, а также показано, как идет этот процесс у запасных тканей. В третьем разделе описаны процессы метаболизма, связанные с транспортом, и специфические переносчики.

Первый раздел открывает глава, содержащая анализ теоретических и биофизических подходов к исследованию транспорта: в ней очень кратко критически рассмотрены различные модели мембран.

Во второй главе разобраны показатели, характеризующие состояние воды в клетках и ее транспорт через клеточную оболочку. Описаны особенности транспорта воды в простых единичных клетках и в гигантских клетках харовых водорослей, даны схемы установок, которые используются для измерения тургорного давления. Более подробно освещены вопросы «водного хозяйства» клеток высших растений: здесь обсуждаются механизмы сжатия и набухания клеток, которым сейчас придается большое физиологическое значение. После рассмотрения двух типов движения воды (по клеточным оболочкам или от клетки к клетке) автор делает заключение, что, по-видимому, оба эти механизма объединены.

В третьей главе приведены классификация формул, наиболее употребляемых в работах по транспорту, и посылки, на основании которых были выведены эти формулы. Подчеркнуто, что большинство формул основано на предположении о том, что движение происходит через одиночные мембраны, в то время как чаще всего реальные биологические мембраны состоят из двух и более мембран, поэтому автор предостерегает исследователей от автоматического применения формул и напоминает о необходимости их экспериментальной проверки.

Четвертая глава посвящена проблемам электрических свойств клетки. В начале главы разобраны методы определения таких показателей, как разность потенциалов между водными фазами в клетках, сопротивление

клеточной мембраны и ее электрическая емкость. Даны описания микроэлектродов и приспособлений для работы с ними, приведены примеры определения сопротивлений клеточной мембраны для гигантских клеток водорослей. Во второй части этой главы сообщены конкретные данные о величинах тех параметров, методы определения которых даны в первой части. В отдельном параграфе рассмотрена разность потенциалов как функция метаболитической активности клеток. Большой интерес представляют данные о трансмембранной разности потенциалов между хлоропластами и цитоплазмой, между изолированными хлоропластами и внешней средой. В конце главы рассмотрено влияние разобщителей, антибиотиков, света, ультрафиолетовой и ионизирующей радиации на электрические свойства клетки.

Пятая глава посвящена вопросам измерения потоков ионов и метаболитов через клеточную оболочку и распределения ионов между клеточными компартментами. Подчеркнуто, что наиболее распространенным методом измерения скорости передвижения ионов является изотопный.

Во втором разделе рассмотрены вопросы транспорта в отдельных клеточных системах.

В шестой главе указано, что гигантские клетки водорослей являются очень удобным материалом для изучения свойств мембран. В то же время эксперименты, проведенные на микроскопических водорослях, дали очень много сведений о функционировании калиево-натриевого насоса и о передвижении фосфатов, нитратов и сахаров. Глава иллюстрирована прекрасными фотографиями гигантских клеток водорослей и большим числом таблиц, в которых приведены таксономия водорослей, используемых для изучения транспорта, обьемы клеток этих водорослей, величины концентрации ионов в их цитоплазме и вакуолях, а также в окружающей среде. После описания важных для транспорта особенностей строения водорослей и методов исследования транспорта ионов рассмотрены способы передвижения отдельных катионов, анионов, неэлектролитов.

Седьмая глава посвящена вопросам транспорта у вегетативных клеток грибов и содержит сведения о передвижении неорганических ионов, аминокислот и сахаров для важнейших групп грибов и прежде всего для дрожжей.

В восьмой главе систематизированы данные о транспорте в клетках запасающих тканей, которые в течение долгого времени, пока не появилась культура изолированных клеток, были наиболее удобными моделями для изучения транспорта в клетках высших растений. Транспорт отдельных катионов и анионов рассмотрен на примерах запасающих тканей моркови и картофеля, у которых транспортные системы ионов относительно детально изучены. В заключение подчеркнуто, что вопрос о том, сводятся ли взаимоотношения между транспортом катионов и анионов к электрическим или к химическим воздействиям, пока недостаточно выяснен.

Третий раздел книги посвящен вопросам регуляции транспорта метаболитическими процессами. В начале раздела — очень короткая девятая глава раскрывает связь транспорта с энергией. Подчеркнуто, что существует сопряжение между источниками энергии и механизмами транспорта, которые рассмотрены на тканевом, клеточном, внутриклеточном (отдельные мембраны) и молекулярном уровнях.

Дальнейшее развитие вопроса о сопряжении транспорта с энергией рассматривается в десятой главе, посвященной АТФ-азам, связанным с мембранами растительных клеток.

В одиннадцатой главе рассказано о роли обратных связей в транспорте, а также о системах, обеспечивающих тургор клеток и снабжение их питательными веществами. Экспериментальные данные, приведенные здесь, показывают, как в вакуолях и в цитоплазме поддерживается определенное осмотическое давление. В этой главе даны таблицы, где указаны основные вещества, определяющие осмотическое давление у разных видов водорослей, в листьях и корнях высших растений. В другие таблицы сведены данные, показывающие влияние увеличения внешнего осмотического

давления на поглощение ионов, а также ингибирование поглощения ионов при увеличении их концентрации в тканях.

Проблемы транспорта водорода и регуляции клеточной pH разобраны в двенадцатой главе. В ней показана важная роль транспорта H^+ и OH^- в клеточном метаболизме. Особое внимание уделено регулирующей роли pH в транспорте H^+ и OH^-, а также взаимодействию между транспортом H^+, OH^- и других ионов. Гипотеза Митчелла хорошо изложена и иллюстрирована схемой. Потоки водородных ионов в фотосинтезирующих тканях рассмотрены в связи с аккумуляцией ионов и физиологией устьиц.

Последняя тринадцатая глава первой части тома содержит информацию о связи поглощения ионов и метаболизма углерода. Приведены данные о компартментации органических кислот у растений. Обсуждаются пути синтеза этих соединений, главным образом — яблочной кислоты. Специально разбирается вопрос о том, как влияет концентрация ионов на активность ферментов углеродного метаболизма и на продукты фотосинтеза.

Вторая часть тома также состоит из трех разделов, в которых рассмотрены типы транспорта, транспортные системы для различных органов и вопросы контроля и регуляции транспорта в целом растении.

В первых главах (1, 2) подробно разобраны основные типы передвижения веществ в тканях растений: апопластный тип — по «свободному пространству» и симпластный — от клетки к клетке. Рассмотрению механизмов обоих типов транспорта предшествует описание ультраструктуры клеточной стенки и плазмодесм.

Третья глава посвящена вопросам транспорта в корнях. Описанию физиологических механизмов поглощения отдельных ионов предшествует рассмотрение анатомической организации и ультраструктуры поглотительных систем корней. Неоднократно подчеркивается, что адсорбция веществ из окружающей среды и передвижение их в стебель растения представляют собой взаимосвязанные процессы и экспериментаторам часто трудно исследовать их отдельно.

Рассмотрение транспортных процессов в листьях также выделено в отдельную (четвертую) главу. Здесь снова описаны механизмы поглощения ионов клетками. В известной степени содержание этой и предшествующих глав, а также первой части тома повторяют друг друга. Однако это оправдано тем, что позволяет наблюдать, как общие закономерности прослеживаются на конкретном материале и как разные авторы трактуют одни и те же вопросы.

Отдельно рассмотрены процессы экскреции, осуществляемые благодаря деятельности выделительных желез (глава пятая). Описаны разные типы железистых клеток. Приятно отметить, что авторы широко цитируют здесь работы советских исследователей.

В шестой главе о симбиотических системах описаны различные фиксирующие азот типы симбиоза, а также процесс обмена газами и органическими веществами между их участниками.

Отдельно разбираются вопросы контроля, регуляции и интеграции транспорта в системе целого растения (главы седьмая и восьмая). Описаны влияние гормонов, а также роль клеточной дифференциации и старения на ионный транспорт.

В девятой главе приводятся данные о генетическом контроле за транспортом и о влиянии различных экологических факторов на этот процесс. Среди факторов, обеспечивающих регуляцию транспорта в целом растении, выделены транспирационный ток воды и развитие аттрагирующих органов (глава десятая). В конце этой главы автор рассматривает основные гипотезы, в которых определены движущие силы транспорта веществ в целом растении.

В заключительной части тома редакторы дают общую картину транспорта веществ в растении и разбирают вопрос о том, имеют ли растения интегральный механизм распределения веществ между органами. Авторы называют в качестве такого механизма уровень ионов калия в корнях,

а также наличие гормонов, которые обеспечивают «перенос информации» в растениях.

Таким образом, во втором томе «Энциклопедии по физиологии растений» собран обширный материал о транспорте веществ, в основном ионов, в клетках и в целом растении. Обе книги очень хорошо иллюстрированы, в них много таблиц, схем. Кроме обычных электронномикроскопических фотографий, приведены фотографии, полученные на сканирующем микроскопе. В конце каждой главы имеется большой список литературы, а в конце каждой части авторский и общий для тома предметный указатели. Безусловно выход этого тома будет встречен читателями с большим интересом.

Л. А. Филиппова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 IV 1977.

УДК 019.441 : 002.01 : 581.1

Transport in plants, III. Intracellular interactions and transport processes. Ed. by C. R. Stoking and U. Heber. Berlin, 1976 (Encyclopedia of Plant Physiology. New series, v. 3). **(Транспорт в растениях, III.** Внутриклеточные взаимодействия и транспортные процессы. Энциклопедия по физиологии растений. Новая серия, т. 3, 1976)

L. A. FILIPPOVA. (A REVIEW)

Издательство Шпрингера выпускает сейчас новое издание «Энциклопедии по физиологии растений». Три первых ее тома посвящены поглощению и транспорту веществ. Рецензия на первый том опубликована в «Ботаническом журнале» (т. 61, № 7). 3 том обобщает сведения по внутриклеточному транспорту веществ и энергии.

Исследование внутриклеточного транспорта веществ является быстро развивающейся областью. К настоящему времени собран обширный материал о строении и функциях отдельных органелл клетки. Изучение их взаимодействия является, однако, менее успешным. Несмотря на то что есть несколько специальных обзоров, весь накопленный материал еще не был проанализирован, поэтому авторы считают этот том весьма нужным как для специалистов, занимающихся внутриклеточным транспортом, так и для студентов.

Книга состоит из четырех частей, внутри которых отдельные главы написаны разными авторами. Каждая глава заканчивается списком литературы.

Рассмотрим более подробно содержание тома.

Первая часть открывается главой о растительных мембранах. Цель ее — дать основные сведения о строении внутренних мембран, подчеркнув сходство и различия в мембранах, которые обеспечивают специфику внутриклеточного транспорта растворов. Даются описания морфологии и химического состава плазмалеммы, оболочки ядра, более подробно описываются мембраны пластид и митохондрий. Приводятся разные типы моделей мембран. Рассматриваются известные механизмы транспорта растворов через мембраны: с помощью носителей, через гидрофильные поры, ионофорез и путем белковых мостиков. Эти вопросы рассмотрены также в некоторых главах предыдущего тома и в заключительной части настоящего тома, но это тем интереснее, так как разные авторы дают свои акценты в изложении материала.

Во второй части обсуждаются взаимоотношения между отдельными клеточными компонентами. Как известно, большое количество сведений о биохимическом составе клеточных органелл получено из работ, выполненных на изолированных хлоропластах, митохондриях, ядрах и других частицах. Данные о функциональной активности органелл в значительной степени получены путем специфического ингибирования тех или иных протекающих в них процессов. Это нашло отражение в томе: в каждой главе описываются методы выделения соответствующих частиц и дается критическая оценка этих методов. Приводятся также списки специфических ингибиторов. Отдельные главы посвящены ядру, пластидам, митохондриям и мелким частицам. Глава о ядре заканчивается очень выразительной схемой, иллюстрирующей взаимодействие ядра с другими клеточными органеллами.

Пластидам отведены две главы. В очень обширной первой систематизированы данные о транспорте веществ из пластид, а в относительно краткой второй разбираются особенности транспорта через их внутренние мембраны. Разный объем глав соответствует количеству данных, накопленных по этим вопросам. Подчеркивается, что одинаковые результаты, полученные разными исследовательскими группами, позволяют представить, каким образом выводятся из хлоропластов продукты фотосинтеза, восстановитель и энергетические эквиваленты. Даются очень наглядные схемы, позволяющие наложить на топографическую карту клетки известные цепи реакций, ведущих к синтезу сахарозы, крахмала, органических кислот и аминокислот, важнейших нуклеотидов и др.

Особенности транспорта ассимилятов у C_4 растений выделены в отдельную главу, где очень детально рассматривается вся последовательность реакций от карбоксилирования и образования C_4-кислот до образования углеводов через цикл Кальвина. Показаны локализация этих реакций и участвующие в них ферментные системы. К сожалению, обширный список литературы, завершающий эту главу, как впрочем и в других главах, включает лишь отдельные работы советских авторов.

Проблема фотодыхания также нашла отражение в томе, и взаимодействию органелл, участвующих в этом процессе, посвящена большая глава. Авторы рассматривают фотодыхание как способ деградации избытка энергии. Если вспомнить, что некоторые исследователи, напротив, считают, что в этом процессе образуется АТФ, то станет ясно, как далеко еще изучение проблемы фотодыхания до полного понимания его физиологической роли.

В главе, посвященной транспорту метаболитов между цитоплазмой и митохондриями, снова рассматривается вопрос о транспорте нуклеотидов, обсуждаемый ранее в главах о хлоропластах. Подробные схемы позволяют представить себе, как передвигаются из митохондрий интермедиаты цикла Кребса, амино- и жирные кислоты. В заключение подчеркивается, что многие из наших знаний получены путем экстраполяции сведений, заимствованных из биохимии животных, на растительные митохондрии.

Вакуоль, которой посвящена специальная глава, рассматривается не только как депо веществ, но и как органелла, аналогичная лизосомам животных клеток, обладающая также аутофаговой активностью. Подчеркивается, что главная функция вакуолей состоит в поддержании гомеостаза клетки.

Система внутренних мембран (плазмалемма, тонопласт, эндоплазматический ретикулум и др.) рассмотрена в заключительной главе второго раздела книги. Эта глава содержит много превосходных электронномикроскопических фотографий.

В третьем разделе обсуждается транспорт ионов из хлоропластов и митохондрий в связи с обменом энергии и ее запасанием с точки зрения хемоосмотической теории Митчелла. Представлены доказательства, что электронный поток в хлоропластах и митохондриях связан с синтезом АТФ через электрохимический градиент ионов водорода.

В заключительной части книги приводятся теории мембранного транспорта и излагаются физические основы, на которых строятся эти теории.

Здесь снова дается короткий обзор современных моделей мембран, уже описанных в начале тома. Более подробно рассматриваются транспортные процессы на мембранах с узкими порами.

Книга заканчивается авторским и предметным указателями.

В целом монография содержит огромное количество материала по столь разнообразным аспектам внутриклеточного транспорта, что бесспорно будет интересна очень широкому кругу исследователей.

Л. А. Филиппова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XI 1977.

УДК 019.441 : 002.01 : 581.9

Notes of the natural faculty of Comenian university. Botany. 24. 1976. (Записки природоведческого факультета университета им. Каменского. Ботаника. XXIV. 1976)

B. M. MIRKIN, Z. M. NAZIROVA. (A REVIEW)

Очередной выпуск трудов природоведческого факультета одного из самых старых университетов Европы — университета им. Каменского в Братиславе — носит по преимуществу геоботанический характер. Он открывается персоналией, посвященной пятидесятилетию со дня рождения А. Юрко — лидера словацких геоботаников, внесшего большой вклад в разработку классификации растительных сообществ. Юрко, как известно, в значительной степени отошел от строгой дихотомии ортодоксальных последователей Браун-Бланке и применил в ходе синтаксономического анализа более гибкую систему многосторонней дифференциации растительных сообществ (см.: Габбасов, Миркин, 1974, 1976). Эта гибкость классификационного подхода, когда присутствие и отсутствие группы видов уравнивается по диагностической роли, а использование характерных видов высших синтаксонов допускается и при выделении ассоциаций и субассоциаций, позволяет Юрко и его последователям из Словакии (иллюстрирующим его принципы в статьях сборника) совершенствовать классификационную систему Браун-Бланке, не меняя принципиальных основ классификации, т. е. оставаясь в рамках флористической традиции. Забегая вперед, отметим, что весь сборник трудов словацких геоботаников показывает их стремление сделать классификацию более информативной — экологичной, динамичной и в конечном итоге более пригодной для практического применения.

Возможности совершенствования синтаксономической иерархии в подходе Браун-Бланке являются неотъемлемой частью общей теоретической концепции. «Круговость» классификационной процедуры в направлении Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973) позволяет после сбора нового материала переосмысливать ранее выполненные синтаксономические обработки. Система публикации результатов исследований, когда довольно лаконичный текст сопровождается многочисленными таблицами с приведением всех встреченных в каждом синтаксоне видов, в конечном итоге ориентирована на создание благоприятной ситуации для непрерывного совершенствования синтаксономической иерархии.

Возвращаясь к персоналии об А. Юрко, которая написана Ладиславом Сомшаком (Somšák), напомним, что А. Юрко одновременно с 50-летием со дня рождения отметил и 25-летие плодотворной деятельности на поприще геоботаники. Его список трудов превышает 80 наименований и включает несколько работ монографического характера. Он в настоящее время читает ведущие курсы на кафедре фитоценологии и уделяет много внимания подготовке научных кадров.

Также перу Сомшака принадлежит самая большая статья сборника (с. 5—92) «Луговые леса аллювия нижнего Грона». Под луговыми лесами автор понимает пойменные сообщества, травяной ярус которых богат луговыми элементами и которые используются по преимуществу как пастбища. К моменту написания статьи уже было опубликовано достаточно большое число работ на эту тему, в том числе и монография А. Юрко (Jurko, 1958).[1] Опираясь на оригинальные материалы и на данные, имеющиеся в опубликованных работах, автор статьи провел ревизию синтаксономии пойменных луговых сообществ. Сущность ее сводится к следующему. В опубликованных работах все аллювиальные сообщества (как более молодых, так и более старых аллювиев) относят к одному классу — Salicetea purpureae Moor, 1958 и одному порядку — Salicetalia purpureae Moor, 1958. Проанализировав степень экологической вариации внутри порядка через флористическую композицию сообществ, Сомшак предположил, что внутри этого порядка имеется группа сообществ более старых аллювиев, которые значительно ближе к классу Querco—Fagetea Br.-Bl. et Vlieger, 37, чем к типично пойменным сообществам. Предложенная им синтаксономия отличается тем, что сообщества деятельных аллювиев объединены в класс Salicetea purpureae, а сообщества более выработанных аллювиально-пассивных почв — в класс Querco—Fagetea. В первом классе выделена всего одна ассоциация — Agrostidi—Salicetum purpureae Jurko, 64, а во втором две — Salici—Populetum (Tx. 31) Meijer—Drees, 36 и Fragino—Ulmetum (Tx. 52) Oberd., 53, причем все три ассоциации представляют звенья единого сукцессионного ряда от молодых аллювиев к заливаемым на короткое время сообществам. Все выводы автора документированы, с одной стороны, приведением фитоценологических таблиц конкретных описаний с указанием их авторов и привязки точки каждого описания, а с другой — результатами химических и физических анализов почв, которые позволяют видеть связь флористической композиции сообществ с факторами среды. С точки зрения рецензентов выполненная ревизия вполне логична, особенно для третьей ассоциации, которая по флористическому составу значительно отличается от типичных пойменных сообществ, бывших предметом обсуждения в цитированной Сомшаком монографии Юрко.

Статья Е. Файмоновой (Fajmonova, с. 101—138) содержит характеристику лесной растительности массива Яворники в северной части Белых Карпат. Леса этой территории распадаются на четыре пояса, образующих высотный ряд: буково-дубовый, дубово-буковый, буковый и пихтово-буковый. Автор соглашается с устоявшейся синтаксономией — отнесением всех сообществ к союзу Carpinion betuli (Mayer, 37) Oberd., 57 и выделенными ранее ассоциациями, но, сочетая глубокий фитоценологический анализ и изучение условий распространения сообществ горных лесов (высота над уровнем моря, микроклиматические и эдафические характеристики), детализирует синтаксономию в нижних рангах, уточняя границы субассоциаций. Детальный учет экологических факторов практически сближает исследование Файмоновой с ординационными подходами американских исследователей и еще раз иллюстрирует относительность разделения геоботанических техник на ординационные и классификационные.

Статья Файмоновой по содержанию аналогична статье Р. Шолтеса (R. Šoltés, с. 139—167), который сделал предметом обсуждения ревизию союза Vaccinio—Piceion Br.-Bl., 38. Опять-таки причиной этого была экологическая неоднородность союза, который охватывал сообщества, характеризующиеся значительным диапазоном условий среды под влиянием высоты над уровнем моря (и субальпийские, и альпийские леса). В результате критической переоценки по видам, отражающим высотнопоясную дифференциацию, автор разделил все сообщества на две группы,

---

[1] Работы, цитированные авторами рецензируемых статей, мы сочли возможным не включать в список литературы, приведенный в конце рецензии.

отнесенные соответственно к двум союзам Vaccinio—Piceion Br.-Bl., 36 и Chrysanthemo—Piceion (Sill., 33) comb. nova. Сообщества низкогорных ельников по своему флористическому составу оказались ближе к пихтово-буковым лесам, чем к типичным ацидофильным ельникам.

Кроме этих трех больших статей, в сборнике помещены три кратких сообщения фитоценологического характера о сообществах с *Equisetum variegatum* в области Грегронье (И. Габерова, I. Haberova, с. 169—172), о сообществах *Nardus stricta* в области Ясенины (Д. Миадок, D. Miadok, с. 173—175) и о малоизученной ассоциации Hypno—Polypodietum Jurko et Peciar, 63 из рудного массива Вепор (Фолтинова и Миадок, с. 177—179).

Публикуется также сообщение о микромицетах луговых аллювиальных почв Словакии (А. Франьо, A. Frano, с. 93—99) и еще одна персоналия, посвященная Мартину Червенке, отметившему свое 70-летие. Юбиляр работает на кафедре систематики растений и много сделал для повышения уровня преподавания ботаники в Университете.

Выпуск трудов ботаников Университета им. Каменского показал активность этой группы, которая благодаря оригинальным идеям Юрко плодотворно работает на поприще синтаксономии растительности.

ЛИТЕРАТУРА

Габбасов К. К., Б. М. Миркин. (1974). *Антон Юрко.* Многосторонняя дифференциация как принцип классификации растительных сообществ. 1973. Бот. ж., 59, 8. — Габбасов К. К., Б. М. Миркин. (1976). *Антон Юрко.* Продромус сообществ порядка Cynosurion в Западных Карпатах. 1974. Бот. ж., 61, 12. — Westhoff V., E. van der Maarel. (1973). The Braun-Blanquet approach. In: Handbook of vegetation science, 5. Ordination and classification of vegetation.

Б. М. Миркин, З. М. Назирова.

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 14 VI 1977.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.4 : 581.4+531.3

Морфология и динамика растительного покрова. Куйбышевский государственный педагогический институт им. В. В. Куйбышева. Научные труды, т. 163, в. 5. Куйбышев, 1975, с. 1—91, 50 коп.

F. M. KHANOV, R. SH. KASHAPOV, L. G. NAUMOVA. (A REVIEW). MORPHOLOGY AND DYNAMICS OF VEGETATION. SCIENTIFIC WORKS OF KUIBYSHEV STATE PEDAGOGICAL INSTITUTE. 1975

Куйбышевский государственный педагогический институт (Куйбышевский ГПИ) занимается координацией ботанических исследований, выполняемых в педагогических вузах региона, и регулярно издает тематические сборники.

Данный сборник открывается статьей В. Е. Тимофеева (Куйбышевский ГПИ) «К методике изучения растительного покрова речных долинно-водосборных геосистем», где рассматривается растительный покров речных долин и водосборов как территориальное образование. Эта точка зрения Тимофеева известна читателям по другим его статьям. В новой работе автор пользуется терминологией теории систем, в частности термином «геосистема» в понимании В. Б. Сочавы. Тимофеев разделяет растительный покров речной долинно-водосборной системы на растительные компоненты (долинные, долинно-водосборные, водосборные) с дальнейшим делением их на «структурные элементы», т. е. сочетания растительных сообществ. Ценность такого подхода состоит в том, что он

способствует изучению географических закономерностей изменения растительности от истоков к устью, сопоставлению аналогичных участков долин разных рек и т. д. Но, к сожалению, автор не использует распространенных в нашей литературе более общих понятий, таких, как сочетания растительных сообществ разных рангов (микрокомбинации, мезокомбинации, мегакомбинации). Кроме того, он отмечает большие различия в растительности долин и недолинных территорий. Тимофеев не цитирует работ, в которых растительность речных долин изучается с позиций, являющихся общими для пойменных и непойменных территорий (Миркин, 1970; Липатова, 1971, и др.). В списке литературы нет и фундаментальной работы С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972), в которой анализируется теория хорологических единиц.

Статья М. П. Шилова (Ивановский государственный университет) «О мозаичности и комплексности водной растительности» отличается широким использованием литературы по данному вопросу. Материал был собран автором во время обследования водоемов рек Клязьмы и Оки (Владимирская обл.) и Нижнего Амура (Хабаровский и Приморский края). Описание проводилось на площадках 2×2 м. Количество описаний не указано. Рассуждения автора о перерастании мозаичности в комплексность и эволюции комплексности в мозаичность не вполне обоснованы. Подобные выводы можно сделать и без описаний. Если описанные Шиловым микрогруппировки действительно существуют, то это должно быть подтверждено соответствующими табличными данными и результатами картирования.

Л. А. Евдокимов (Куйбышевский ГПИ) в статье «К методике флороценотической классификации видов растений лесостепного Поволжья» описывает процессы парагенетического взаимодействия эволюции флоры и растительности. Он дает характеристику ценоэлементам, которые рассматривает как результат синтеза свойств видов, возникших в определенных географических, экологических и исторических условиях. Для установления типов ценоэлементов (неморальный, бореально-неморальный, бетулярный и т. д.) автор сопоставляет ареалы видов и типов растительности. Это ценно, так как повышает роль флористических критериев при классификации и районировании.

В. И. Матвеев (Куйбышевский ГПИ) в статье «О явлении сменнодоминантности в фитоценозах макрофитов водоемов Средней Волги» рассматривает проблему устойчивости морфологических признаков растительных сообществ. По мнению автора, явление сменнодоминантности более выражено у сообществ макрофитов мелководий и определяется чаще всего колебаниями уровня воды. К сожалению, автор вел стационарные наблюдения недолго (2—3 года). Для выявления всех состояний, которые могут в разные годы принимать различные сообщества гигрофитов и гидрофитов, необходимо описание разногодичных флуктуаций за большой период. Жаль, что в данной статье нет ссылок на труды Т. А. Работнова (1968 и др.) — автора теории разногодичной изменчивости травяной растительности.

Е. П. Прокопьев (Томский государственный университет) в статье «Динамические тенденции в растительном покрове поймы Среднего Иртыша» показывает изменения растительности в процессе развития речной долины. Автор рассматривает три параллельных ряда (ивняково-березовый, болотно-лугово-березовый, болотно-луговостепной галофитный).

В статье Н. С. Симаковой (Куйбышевский ГПИ) «Опыт подразделения растительности овражно-балочных систем на простейшие структурные элементы» описано 14 структурных элементов, которые могут быть использованы и в теоретической, и в практической работе. Но так же, как и в статье В. Е. Тимофеева, у этого автора в большом списке литературы (около 50 наименований) не указана работа С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972) о территориальных единицах, которым и посвящена статья.

Е. Г. Бирюкова (Куйбышевский ГПИ) в статье «О реакции степной и полупустынной растительности на лиманное орошение» показала результаты изучения влияния лиманного орошения на растительность на примере полынной и острецовой ассоциаций в одном из районов Саратовской обл. Работа хорошо обоснована табличными данными и имеет конкретные выводы (например, указан оптимальный срок заливания — 15—30 дней). В статье Н. А. Маликовой и Т. А. Цыганковой (Уральский государственный педагогический институт) «О влиянии засухи на травостой и продуктивность пырейных лиманов» рассматривается та же проблема, что и в статье Е. Г. Бирюковой.

В. И. Матвеев, М. П. Шилов и А. М. Зотов (последний из Владимирского ГПИ) в статье «Опыт культуры водяного ореха в водоемах Куйбышевской области» описали условия мелководий, где выращивается орех, показали результаты его посевов и перечислили вредителей этого ценного и редкого растения. В целом получены положительные результаты — в заливах Саратовского водохранилища орех цветет и плодоносит. Для посевов авторы рекомендуют местный материал. Продуктивность посевов ореха пока небольшая. Дальнейшие исследования, кроме всего прочего, могут помочь в главном — в охране этого ценного растения, которое только во Владимирской обл. представлено 22 видами, разновидностями и формами.

Выход в свет нового сборника — положительное явление. Он знакомит ботаников с исследованиями, результаты которых не были опубликованы на страницах центральных журналов.

ЛИТЕРАТУРА

Грибова С. А., Т. И. Исаченко. (1972). Картирование растительности в съемочных масштабах. Полев. геобот., 4. — Липатова В. В. (1971). О показе растительности пойм на обзорных мелкомасштабных картах. В кн.: Геоботаническое картографирование. М.—Л. — Миркин Б. М. (1970). О территориальных подразделениях растительного покрова речных пойм Башкирии и их картографировании. В кн.: Геоботаническое картографирование. Л. — Работнов Т. А. (1968). Флуктуационная изменчивость фитоценозов. В сб.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир.

Ф. М. Ханов, Р. Ш. Кашапов, Л. Г. Наумова.

Башкирский государственный педагогический институт, Уфа.

Получено 18 III 1977.

УДК 019.941.002.01 : 581.9 (571.1./5)

Флора Путорана (материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири). Отв. ред. Л. И. Малышев. «Наука». Новосибирск, 1976, 243 с.

YU. P. KOZHEVNIKOV. (A REVIEW). FLORA OF PUTORANA (MATERIALS TO KNOWLEDGE OF COMPOSITION AND GENESIS PECULARITIES OF MONTANE SUBARCTIC SIBERIAN FLORAS). 1976

Через 4 года после выхода в свет «Высокогорной флоры Станового нагорья» тот же коллектив авторов знакомит читателей со своим новым сборником.

Плато Путорана с точки зрения стратегии флористических исследований представляет очень интересный объект. Его долготная приуроченность почти к центру Сибири, а широтная — к переходной полосе между таежной и арктической природными зонами позволяет вплотную подойти к решению кардинальных проблем флорогенезиса субарктических территорий Сибири, однако основное содержание книги посвящено современному состоянию флоры плато.

В отличие от своего предыдущего труда авторы представили «Флору Путорана» в виде сборника статей. Но отдельные статьи имеют значение глав и объединены общей тематикой. Подобное построение книги демонстрирует оптимизацию коллективных исследований, которые в настоящее время все шире приходят на смену исследованиям единоличным.

В наименовании своего труда авторы вместо понятия «конспект флоры» ставят просто «флора», хотя работа не содержит ключей для определения видов, но она шире и многограннее, чем конспект.

В первой статье (Л. И. Малышев) освещается история флористических исследований Путорана, а также даются сведения о примененной методике полевых работ. Мы узнаем, что на пространстве 218 тыс. км^2 было исследовано 13 конкретных флор (КФ) и сделано 11 кратковременных посещений, означающих «снятие пробы флоры». 20 дней — средний срок выявления КФ на Путоране.

В книге отсутствует самостоятельный физико-географический раздел. Если о рельефе и характере горных пород приводятся сведения в разных разделах, то о климате авторы упоминают только попутно (с. 11, 28—30, 43, 175 и др.) при сравнительных и относительных оценках его континентальности в разных частях плато. При этом оценочными критериями климата являются особенности растительного покрова. Однако если бы авторы проанализировали связь этих особенностей с собственно климатическими показателями, их выводы получили бы еще большую ценность.

В статье, посвященной описанию растительности Путорана (Н. С. Водопьянова), приведены характеристики типов растительности и перечислены ассоциации и группы ассоциаций, слагающих эти типы. Охарактеризованы также топологические черты растительности и показано влияние на нее химизма горных пород. Крайне интересно изложены наблюдения за поведением ели, являющейся, по мнению автора, климатическим индикатором на Путоране (она тяготеет к условиям меньшей континентальности климата). Автор детально останавливается на влиянии озер и озерных котловин на растительность. Показано в общем неблагоприятное влияние озер на древесную растительность, несмотря на «котловинный эффект» замкнутых впадин. На наш взгляд, в этой статье недостаточно уделено внимания контактам между высотными поясами растительности. Логическим завершением статьи является геоботаническое районирование. На Путоране выделяют два северотаежных округа (один из них равновелик району) и один субарктический, который подразделяется на три тундровых района. Граница между северотаежными округами и субарктическим округом проведена по центральной, водораздельной части плато. Нужно заметить, что отнесение Путорана к категории плато в геоморфологическом отношении весьма условно, так как на самом деле это горный массив.

Статью Водопьяновой существенно дополняет и углубляет статья Ю. П. Петроченко, посвященная характеристике территорий КФ. Здесь мы находим как раз сведения о характере контактов вертикальных поясов растительности. Приведены данные о парциальных площадях КФ и количестве собранных на них видов. Характеристики местности кратки, но ярки, а потому достаточны даже для лиц, не бывавших на Путоране.

Ядром сборника является аннотированный список высших растений плато. Он включает 589 видов. Список интересен в номенклатурном отношении, в частности он показывает положительное отношение авторов к категории «подвид». Распространение каждого вида по совокупности исследованных флор демонстрируется на картах. Нам представляется, что такой способ показа распространения видов на относительно небольшой территории невыразителен и мало оправдан. При наличии модельного бланка распространение видов можно показать в списке номерами КФ, что в целом значительно компактнее.

Особый интерес представляет статья Л. И. Малышева «Количественная характеристика флоры Путорана». Как известно, Малышев является признанным поборником поисков объективных критериев для срав-

нительного анализа флор. Он достиг на этом поприще значительных успехов и в рассматриваемой работе продемонстрировал количественный анализ флоры Путорана, давший превосходный материал для интерпретации, а также показал схему проведения анализа, которую могут использовать другие исследователи, хотя некоторые ее детали требуют уточнения.

Из наследия классиков геоботаники первой половины нашего столетия теперь приняты на вооружение флористики такие понятия как «плотность флоры» и «пространственное разнообразие флоры», представляющее частный случай понятия «уровень флористического богатства», связанного с анализом крупной стандартной площади.

Авторы «Флоры Путорана» рассчитывали исследованную площадь по карте, т. е. принимая во внимание только проективную площадь гор, а не действительную площадь их склонов. Мы произвели специальный подсчет, чтобы установить, насколько проективная площадь при наличии гор будет отличаться от действительной. Оказалось, что если на проективной площади (на карте) 100 км^2 имеется 10 отдельных конусовидных сопок высотой 600 м с радиусом основания 200 м, то действительная площадь будет около 104 км^2, т. е. больше проективной только на 4%. По-видимому, авторы были правы, пренебрегая этой погрешностью.

Пространственное разнообразие флоры может быть определено путем подстановки в уравнение Аррениуса данных по всей площади и ее части. Так определен этот показатель для высокогорий Восточного Саяна и Станового нагорья. Подставляя полученное значение в это же уравнение, можно определить плотность флоры (число видов на единицу площади). Малышев определил число ожидаемых видов на площади 100 км^2, рекомендованной в качестве приблизительной территории КФ А. И. Толмачевым. Фактические и расчетные данные оказались в удивительном соответствии. Далее затрагивается вопрос о достаточности площади как естественного флористического выдела, для чего автор пользуется введенным им понятием «флористическая репрезентативность обследованного участка». Общее содержание понятия не ново, оно относится к давно обсуждаемой проблеме species-area, но Малышев закрепил за ним относительные количественные «придержки». Увеличивая площадь вдвое и рассчитывая процент исходной флоры от флоры с удвоенной площади, получаем флористическую репрезентативность в натуре. Однако обычно пользуются расчетными данными.

Полученные значения флористической репрезентативности для участков Путорана чрезвычайно показательны и дают пищу для размышлений. Формула, использованная Малышевым, дает 100% только в том случае, если пространственное разнообразие флоры будет равно нулю. В геоботанической практике эта ситуация вполне возможна, но во флористических исследованиях она пока не подтверждена, хотя мы и вправе ожидать ее в полярных, а также и в обычных пустынях. Что же касается умеренных широт, то полевой опыт ботаников свидетельствует, видимо, о том, что 100%-ная флористическая репрезентативность, в смысле Малышева, нереальна, поэтому данные по КФ Путорана подтверждают их территориальную достаточность. Это дает надежную основу для анализа уровня флористического богатства.

Важным является вывод о том, что флора лесного пояса Путорана на 30% богаче флоры высокогорий. Если к этому привлечь вывод Р. Е. Крогулевича об относительной молодости лесной флоры плато, то современное богатство ее объясняется современными же условиями, а не длительной историей, на что и обращает внимание Малышев (с. 169).

Оценка взаимопроникновения лесных растений в высокогорья и наоборот проведена тремя независимыми приемами, один из которых — использование уравнения Престона, имеющего фауно- и флорогенетический смысл. Уже в течение 10 лет Малышев пропагандирует применение этого уравнения для оценки различий флор. Он получил убедительные результаты генетического анализа флор, хотя сам Престон указывал на недостаточность теоретической основы при выводе этого уравнения из эмпирической формулы. Позднее это же отметил Грейг-Смит. Однако за 15 лет после выхода в свет работы Престона никаких поправок сделано не было. Нам представляется, что, несмотря на обнадеживающие результаты, получаемые при использовании уравнения Престона, оно должно подвергнуться аналитическому исследованию. Следует выяснить ограничения, с которыми это уравнение может правомерно использоваться. Так, едва ли правильно применение этого уравнения Г. А. Пешковой при анализе элементов флоры. Однако Малышев, упоминая ее работу, не уделяет этому внимания. В главе о флористическом районировании Путорана также использованы для ввода в уравнение Престона части КФ (общепоясные комплексы видов). Здесь применение этого уравнения для анализа связей поясных комплексов, по-видимому, правомерно.

Теоретический расчет показывает, что если из сравниваемых флор одна больше другой вдвое, то значения показателя z в уравнении Престона будут всегда больше 0.27, т. е. такие флоры обязательно должны рассматриваться как изоляты (согласно теории по обоснованию уравнения). Некоторые случаи, правда, позволяют усомниться в этом условии, но это требует специальных комментариев.

Сказанным мы не хотим умалять роль проделанного Малышевым анализа. Напротив, введение в сравнительную флористику биометрических приемов представляется нам необходимым, так как человеческий мозг не способен объективно сопоставлять два множества. Например, Толмачев со всей тщательностью разобрал флористические отношения от Таймыра на восток почти до Гренландии и пришел к выводу о единстве формирования флоры всей этой территории. Однако расчет по уравнению Престона при том смысловом значении величины z, какое вкладывает в нее и Малышев, этот вывод не подтверждает.

При количественном анализе флоры Путорана тремя приемами полученные показатели соответствуют друг другу. Как выяснилось, контрастность высокогорной и лесной флор больше на периферии плато, чем в его внутренних частях. Малышев считает, что лесные виды в высокогорных флорах свидетельствуют о более интенсивном поднятии центральной части плато по сравнению с периферией, происшедшем в недавнее время (а возможно, продолжающемся и сейчас). На наш взгляд, более правильно другое объяснение — снижение верхней границы леса после гипситермала. Об этом же говорит общая обедненность высокогорной флоры. С подобной ситуацией приходится сталкиваться и в других районах Субарктики, например в бассейне Анадыря.

Флора Путорана делится Малышевым на три высотных комплекса, которые сопоставляются с элементами флоры (поясно-зональными группами). Автор отмечает, что неполное соответствие географических и высотных групп связано с нетипичными местообитаниями ряда видов из-за переходного положения плато от таежных условий к тундровым. Значительное количество общегорных видов свидетельствует также о сравнительно недавнем наступлении тайги. На известняках восточной части плато (с более выраженной континентальностью) отмечена повышенная роль бореальных и горно-лесостепных видов, тогда как в восточных районах, где нет известняков, — арктических видов. Этому феномену можно дать историческую интерпретацию, так как арктические виды в северной тайге сохраняются на положении реликтов чаще именно на известняках (например, на европейском севере). В то же время в умеренной (средней) тайге на известняках сохраняются на положении реликтов более южные географо-генетически виды. Возможно, что в современных относительно благоприятных для них условиях арктические виды Путорана не обитают на известняках, но если обстановка изменится к потеплению, эти виды переселятся на них.

Анализ семейственных и родовых спектров флор позволяет автору сделать некоторые выводы флорогенетического значения. Полученное соотношение семейственных спектров приводит Малышева к заключению, что комплекс гипоарктомонтанных видов формировался в тесной связи

с лесной флорой. Этот вывод углубляется сопоставлением родовых спектров, из чего следует, что флора Путорана формировалась в большей связи с флорой гор Южной Сибири, а связь с Арктикой была сравнительно слабой. Это согласуется с подсчетами М. М. Ивановой в следующей статье; в то же время Н. С. Водопьянова говорит о повышенной роли представителей арктической флоры на субарктических высокогорьях.

Малышевым предложен оригинальный способ определения самобытности флоры, используя который он приходит к выводу о слабой самобытности флоры Путорана, т. е. об ее миграционном характере. М. М. Иванова рассматривает возможные пути миграций. Ее предположение об ослабленности миграций в Гипоарктике по сравнению с Арктикой и тайгой не представляется нам убедительным. В горных странах Субарктики способны мигрировать как бореальные, так и арктические виды благодаря вертикальной поясности.

Исторический анализ флоры Путорана на основе ее современных особенностей продолжается в статье Н. С. Водопьяновой. Здесь особенно интересны данные о взаимоотношениях на плато двух видов лиственницы, сложившихся к нашему времени. Отнесение некоторых видов к географическим группам не всегда точно. Так, *Nardosmia laevigata* не может быть отнесена к гипоарктомонтанным видам, а *Koeleria asiatica*, *Oxytropis middendorffii*, *Pedicularis verticillata* и некоторые другие — к видам арктического происхождения. Некоторые выводы о возрасте флоры весьма спорны, так как основаны на неоднозначных критериях. Автор рассматривает лесные виды как преимущественно автохтонный элемент флоры, а по кариологическим данным Крогулевича в следующей статье это наиболее молодой элемент, что более убедительно в свете современных представлений о значимости кариологического метода.

В статье Водопьяновой недостаточно освещен вопрос об активности видов. Следовало бы более детально остановиться на самом опыте определения активности, например, как были получены данные по встречаемости видов. Встречаемость в геоботанике имеет четкий смысл, а во флористике — это в основном визуальная оценка того, как часто вид попадается на глаза. Если мы будем подниматься по долинке ручья, чтобы не путаться в зарослях кустов, то какой-то вид может встречаться нам то и дело, а обычные виды зарослей выпадают из поля зрения. В принципе встречаемость видов следует рассчитывать исходя из встречаемости соответствующих местообитаний. Десятибалльная шкала, на наш взгляд, слишком растянута, так как даже более уловимый показатель обилия некоторые исследователи рекомендуют сводить к трем единицам, указывая на субъективность оценок по Друде. Нужно отметить, что данная монография представляет собой образец такого анализа флоры, в котором фигурируют только флористические исходные данные. Ландшафтные данные затрагиваются лишь на уровне высотной поясности. В современной флористике можно усмотреть ту же ситуацию, которая имела место в геоботанике, когда шел спор — учитывать ли при описании растительности факторы среды. Подобно благополучному компромиссу в геоботанике можно заключить, что и во флористике учет или не учет среды является делом вкуса, однако во втором случае мы не получаем тех выигрышных показателей экологической обусловленности флоры, которые хорошо интерпретируются исторически.

Монография заканчивается статьей Ю. Н. Петроченко о флористическом районировании Путорана с применением уравнения Престона. С методической стороны здесь возникают несколько вопросов. Прежде всего, может ли приниматься величина z и ее производные за коэффициент? Строго говоря, «коэффициент» — это сомножитель, а величина z — показатель степени в выражении, которое не преобразовывается логарифмированием. Уравнение Престона относится к категории нерешенных уравнений. Это значит, что значения z едва ли могут использоваться для построения ординационных схем, т. е. необходимо еще доказать, что эти значения могут выступать в качестве меры сходства—различия. Может быть, они имеют только тот смысл, который вкладывал в них Престон: меньше 0.27 — сравниваемые совокупности представляют два подмножества одного множества; 0.27 — равновесие двух множеств; больше 0.27 — множества-изоляты. Но если следовать этой установке, то получается, что большинство КФ Путорана развивалось как изоляты. Распад генеральной плеяды на округа (обоснование ранга в работе не дается, как это принято в работах по районированию) происходит при значении z=0.31.

Несмотря на сделанные оговорки в отношении самого уравнения, его использование привело автора к удачной схеме районирования, чему, возможно, способствовала удаленность многих КФ друг от друга. Анализировались КФ в целом и по высотным комплексам. Вывод о наименьшей связанности лесных парцелл разных КФ, на наш взгляд, очень соответствует выводу Крогулевича о молодости лесной флоры Путорана. Флористическое районирование лишь отчасти совпадает с геоботаническим.

Следует отметить, что предпосылкой флористического районирования явилась неоднородность флоры Путорана. Это означает, что такое районирование может проводиться лишь на основе тщательно изученной флоры, а не на основе отрывочных сведений о ней в отличие от ботанико-географического районирования.

Заканчивая наш обзор, нужно заметить, что книга богата не только фактическим материалом и интересными обобщениями, но и вытекающими из них следствиями, судить о которых предоставляется читателю (мы затронули только часть из них). Можно сказать без особого преувеличения, что данная работа представляет крупное достижение отечественной флористики, в чем видная роль принадлежит Л. И. Малышеву как ученому и как научному руководителю.

Ю. П. Кожевников.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 II 1977.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 (005) : 581.524.4

ПЯТОЕ ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

V. D. ALEXANDROVA. THE V ALL-UNION CONFERENCE ON VEGETATION CLASSIFICATION

С 25 по 28 сентября 1977 г. в г. Новосибирске состоялось Пятое Всесоюзное совещание по классификации растительности, созванное Научным Советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» Академии наук СССР, Центральным Сибирским ботаническим садом и Всесоюзным ботаническим обществом. Совещание проходило в Центральном Сибирском ботаническом саду. В нем приняло участие около 100 человек из городов: Алма-Аты, Ашхабада, Вильнюса, Владивостока, Иркутска, Казани, Каунаса, Киева, Кишинева, Красноярска, Куйбышева, Ленинграда, Минска, Москвы, Новосибирска, Норильска, Свердловска, Томска, Турова, Уфы, Якутска. Было прочитано и представлено в виде тезисов 56 докладов. В результате их обсуждения и состоявшейся в конце совещания общей дискуссии была принята резолюция. По завершении совещания Центральный ботанический сад организовал экскурсию в район Салаира. Участники экскурсии познакомились с лесостепной растительностью Западной Сибири, а в предгорьях Салаирского кряжа — с черневой тайгой, для которой характерны осиновые и пихтово (*Abies sibirica*)-осиновые леса.

Основной задачей совещания было обсуждение принципов выделения неоднородных по пространственной структуре территориальных (хорологических) единиц растительного покрова, их типологии и возможности использования при составлении различных по содержанию и масштабу геоботанических карт. Часть докладов была посвящена вопросам структуры растительных сообществ на фитоценотическом уровне применительно к проблеме классификации фитоценозов. Выделение в растительном покрове структурных элементов разных уровней и разной степени сложности и их классификация являются чрезвычайно важной проблемой как в теоретическом плане, так и в отношении конкретных задач, связанных с картографированием растительности и ее районированием, имеющих широкий выход в практику народного хозяйства.

В вводном докладе «Фитоценологические и региональные аспекты классификации растительности» **В. Б. Сочава** (Ленинград) подчеркнул, что в основе региональной классификации растительности должна лежать ее реакция на современную среду (хотя растительный покров отражает в той или иной мере и воздействие сред прошлого). Рассматривая двухрядную классификацию растительности, представленную двумя категориями: фитоценомерами и фитоценохорами, докладчик обратил особое внимание на то, что хотя основной чертой фитоценохор является гетерогенность, их необходимо рассматривать как определенные целостности на всех ступенях иерархии от простейшего сочетания фитоценозов до геоботанической области и всей фитосферы, которая также представляет собой гигантскую мегафитоценохору. На каждой ступени фитоценохора едина в своей разнородности; она слагается из определенных фитоценомер, которые формировались и эволюционировали в пределах той или иной фитоценохоры. Таким образом, ценомеры и ценохоры взаимозависимы в экологическом, географическом и эволюционном отношениях. Низшую единицу в ряду фитоценомер — ассоциацию — докладчик связывает с округом; формации сосредоточиваются в пределах области с учетом зональной принадлежности. Поскольку подразделения растительности надо оценивать и по тому динамическому ряду, в который они входят, важным критерием классификации являются понятия об эпиассоциации и эпиформации. При этом принимают во внимание правильное понимание структуры сообщества как инвариантного состояния системы. Говоря о фитоценохорах региональной размерности, В. Б. Сочава предостерегает от смешения их с ареалами фитоценомер: правильным путем осуществления районирования является интеграция мозаики в более высокие таксоны. Коснувшись понятия «геоботаническое поле», он считает необходимым разъяснить, что поле не синоним каких-либо подразделений районирования, хотя и может совпадать с ними. Важно, что поля, являющиеся ареной разных геоботанических закономерностей, могут перекрывать друг друга. Поле — объект региональной и планетарной размерности, оно обычно не выходит за границы ареала фратрии классов формаций. Говоря о значении эпиассоциации, эпиформации и других эпитаксонов для классификации, районирования и картографирования растительности, докладчик замечает, что понятия эпиассоциации и эпиформации перекликаются с представлением о климаксовой растительности, но эти категории выделяются на основе современной ситуации растительного покрова; они совмещают в себе фитоценотическое и географическое начало. Каждой эпиформации свойственны коренные, переменные (в том числе производные) и буферные (экотонные) ассоциации. Эпиассоциация объединяет все, что произошло от данной ассоциации, и все, что стремится в нее превратиться. В заключение докладчик подчеркнул исключительную важность картографического метода для классификации растительности. Карты строятся на основании каких-то классификационных положений, но вместе с тем они являются средством их улучшения и приближения к реальности. Поэтому необходимо форсировать работы по геоботаническому картографированию тем более, что мы можем быть только тогда уверены, что знаем растительность нашей территории, когда она изучена и положена на карту.

Теоретические стороны обсуждаемой на совещании проблемы были рассмотрены также в ряде других докладов. **А. В. Белов, И. И. Букс, И. С. Ильина** (Иркутск) в докладе «Регионально-типологический принцип классификации растительности для целей обзорного геоботанического картографирования» отметили значение регионально-типологического принципа классификации, который основывается на современном понимании растительного покрова как компонента (или подсистемы) сложных геосистем разной размерности. Докладчики подчеркнули, что осуществление регионально-типологического принципа в совокупности со структурно-динамическим подходом при классификации и картографировании растительности возможно только при условии широкой «эпитаксонной» трактовки выделяемых классификационных единиц, при этом центральное место в классификационной системе занимает эпиформация.

З. В. Карамышева (Ленинград) в сообщении «Отражение структуры растительного покрова на геоботанических картах» подчеркнула, что неоднородность является универсальным свойством растительного покрова, проявляющемся на всех уровнях его организации (как внутрифитоценотическом, так и фитостроматическом). Возможны различные пути систематизации закономерно повторяющихся сочетаний растительных сообществ: а) по формам структур (полосчастые, пятнистые, поясные, полигональные и т. д.); б) по процессам, определяющим формирование неоднородности растительного покрова (криогенные, эрозионные, аллювиальные и др.); в) по уровню сложности (нано-, микро-, макро-, мегаструктуры и т. д.). З. В. Карамышева подчеркнула то важное значение, которое имеет показ пространственных структур (фитоценохор, по В. Б. Сочаве) на картах. Такой подход значительно повышает информативность геоботанических карт, хотя и усложняет построение их легенд. **Ю. О. Медведев** (Иркутск) указал, что в структурно-динамических подразделениях растительного покрова находят выражение, во-первых, сильные межкомпонентные связи, которые позволяют судить о фитоценотической структуре растительного покрова, и, во-вторых, слабые межфитоценотические связи, которые отражаются на представлениях об устойчивости сочетаний сообществ, их гомогенитете, размерности, соподчиненности. Операции, относящиеся к аналитическому картосоставлению, районированию и классификации, основываются на логическом делении целого на части: родовой район делится на территориально и факторально различающиеся видовые районы, каждый из которых имеет свое классификационное ядро — эпиассоциацию или группу эпиассоциаций. **В. М. Фридланд** (Москва) в докладе «Уровни организации почвенного покрова и почвенная картография» подчеркнул принципиальную общность задач, которые стоят перед разработкой системы структурных единиц растительности и почвенного покрова. Докладчик выделил три группы уровней организации почвенного покрова: компонентно-структурно-функциональные системы, компонентно-структурные системы и компонентные системы. Общность задач геоботаников и почвоведов подчеркивает параллелизм выделяемых единиц. Низшие единицы включают элементарные почвенные ареалы (аналогичные фитоценозам геоботаников), определяемые как территориальные единицы, и образованные ими микроструктуры и мезоструктуры. Это — уровень компонентно-структурно-функциональной системы. Компонентно-структурные системы включают районы и округа, компонентные системы — провинции, подзоны и зоны.

Общие вопросы выделения и систематизации структурных единиц растительности разных уровней затронула также **О. И. Сумина** (Ленинград), подчеркнувшая, что неоднородность, присущая растительному покрову, представляет его абсолютное свойство, а однородность — свойство относительное. **Б. И. Семкин** (Владивосток) представил логическую систему понятий, лежащую в основе изучения структуры растительного покрова с помощью математических методов. **Н. П. Гуричева** (Ленинград) поставила вопрос о необходимости создания единого логического аппарата в области структурной геоботаники на основе системной концепции. **О. В. Вахнина, Д. Н. Сабуров** (Москва), так же как и **В. С. Порфирьев** (Казань), указали на значение связи структурных единиц растительности с подразделениями ландшафта. **В. С. Гельтман** (Минск) отметил, что надо различать два понятия: структура растительного покрова, под которой следует понимать закономерное территориальное сочетание различных растительных сообществ, и структуру растительных сообществ, которая заключается в совокупности присущих им элементов — конституционных, пространственных и функциональных. В ряде других докладов также затрагивался в той или иной степени общий теоретический аспект обсуждаемой проблемы.

Большое внимание участников совещания привлек доклад **И. С. Ильиной, Е. И. Лапшиной, В. Д. Махно, Е. А. Романовой** (Иркутск, Новосибирск) «Структура

растительного покрова на новой карте растительности Западно-Сибирской равнины». На примере карты масштаба 1 : 1 500 000 этого обширного региона, охватывающего разные растительные зоны, докладчики показали эффективность применения регионально-типологической классификации как логической основы обзорного картографирования растительности. Классификационные построения для картирования гетерогенной растительности в этом масштабе потребовали применения определенных хорологических категорий ранга мезокомбинаций (типы болотных массивов, обобщенные ряды и серии пойменной растительности и т. п.), нашедших выражение на карте и в легенде. Авторы подчеркнули значение выделения также гетерогенных единиц высших рангов, в частности региональных комплексов формаций, относящихся к определенным фратриям (Обь-Иртышские формации Урало-Сибирской фратрии, Обь-Иртышские и Северо-Казахстанские степные формации Заволжско-Казахстанской фратрии и др.), с наибольшей полнотой отражающих специфические черты растительного покрова крупных региональных подразделений территории. Выступавшие дали высокую оценку этого выдающегося труда сибирских геоботаников.

Бóльшая часть докладов была посвящена рассмотрению структурных неоднородностей растительного покрова и принципов их классификации в пределах разных геоботанических зон.

Для тундровой растительности, как было подчеркнуто докладчиками, особенно актуально выделение гетерогенных единиц разного ранга в связи со сложной структурой растительного покрова тундры, основной причиной которой является криогенное расчленение нано- и микрорельефа. Степень сложности этой структуры описали в представленных ими тезисах докладов **А. Е. Катенин** и **Н. В. Матвеева** (Ленинград). Последняя показала, как с изменением масштаба картируемых пробных площадей выявляются единицы разного ранга: при картировании в масштабах от 1 : 1 до 1 : 16 выявляется внутрифитоценотическая структура; в масштабах от 1 : 32 до 1 : 512 выявляется структура как сообществ, так и растительных комплексов; в масштабах от 1 : 1000 до 1 : 8000 могут быть закартированы микро- и мезокомбинации. **О. И. Сумина** в докладе «Опыт изучения территориальных единиц растительности в тундровой зоне на примере растительности байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова)» предложила четко обоснованную систему классификации структурных гетерогенных единиц, выделяемых в своеобразной растительности массивов байджарахов (бугров-останцов, возникающих при вытаивании мощных полигонально-жильных льдов). **В. Д. Александрова** (Ленинград) в докладе «Принципы классификации мозаичных фитоценозов и микрокомбинаций растительности тундровой области» изложила основы разграничения мозаичных тундровых фитоценозов и комбинаций растительности и пути их классификации. Оригинальный подход к классификации тундровой гетерогенной растительности предложила **Л. И. Мельцер** (Иркутск) в докладе «Классификация растительности Западно-Сибирских тундр для целей картографирования». Она построила иерархию единиц с двумя рядами фитоценомер: один из них (в случае достаточно однородного сложения растительности) основывается на ассоциации, второй при явно выраженном гетерогенном сложении — на типе микрофитоценохор. Тип микрофитоценохор объединяет микрофитоценохоры, сходные по видовому составу компонентов и характеру горизонтального сложения; группа типов микрофитоценохор выделяется по сочетанию характерных (индикаторных) растительных группировок. которые сформировались на генетически однородной территории; класс типов микрофитоценохор объединяет группы типов с преобладанием растительных группировок одного экологического типа по отношению к водному режиму. Основной картируемой единицей гетерогенной растительности для карты среднего масштаба явилась группа микрофитоценохор. Иерархические ряды, построенные на ассоциации и на микрофитоценохоре, объединяются, по предложению автора, на ранге формации (в объеме, определяемом В. Б. Сочавой) и на более высоких рангах — фратрией формаций и типом растительности. **С. А. Грибова** (Ленинград) в сообщении «Основные типы микрофитоценохор в тундрах Восточно-Европейской равнины и Ямала и принципы их показа на картах растительности» продемонстрировала на конкретном материале, как ею были выделены низшие типологические и картируемые единицы гетерогенной растительности: типы микрофитоценохор и типы мезофитоценохор. С уменьшением масштаба карты генерализация при их картировании осуществляется в двух направлениях: 1) переходом к единицам более высокого типологического ранга на том же структурном уровне (тип комплекса заменяется группой типов и классом типов) и 2) переходом к единицам более высокого структурного уровня (микрофитоценохоры заменяются мезофитоценохорами).

Вопросам выделения и классификации структурных единиц с неоднородным пространственным сложением растительного покрова для территорий, относящихся к бореальной (таежной) зоне, было посвящено несколько докладов. **Т. И. Исаченко, Т. К. Юрковская** (Ленинград) в сообщении «Опыт картирования растительности Карелии в крупном и среднем масштабе» указали на ряд методических моментов проведенного ими исследования. Конкретные комбинации растительности выявлялись методом закладки экологических профилей. Основными картируемыми единицами в крупном масштабе (не мельче 1 : 25 000) явились варианты мезокомбинаций (включают растительность как лесов, так и болот), многокомпонентные благодаря большой пересеченности рельефа Карелии и частой смене разного типа урочищ. При переходе к среднемасштабным картам осуществлялись отбор только типичных и часто повторяющихся в ландшафтах комбинаций или генерализация по линии группирования экологически близких сообществ из разных комбинаций. При этом ком-

бинации, в которых участвуют сообщества, занимающие небольшие площади, генерализовались до преобладающего фонового гомогенного сообщества, или комбинации более простого состава. Авторы подчеркнули, что правильная интерпретация растительности со сложной структурой, помимо научного значения, необходима в практических целях, поскольку по крупно- и среднемасштабным картам производятся выбор и подсчет площадей для всякого рода хозяйственных мероприятий. **В. С. Порфирьев** применил при изучении лесов бассейна Средней Волги и Нижней Камы в качестве основных единиц пространственной структуры лесного растительного покрова «ценотические территориальные комплексы» (ЦТК) — закономерно связанные с факторами среды и постоянные по составу сочетания территориальных выделов ценозов, серий и циклов лесных ассоциаций. Ю. С. Медведев осуществил в поле метод полигонов-трансект и выделил в результате последующей обработки в качестве картируемых единиц микрогеохоры (подрайоны 2-го порядка), характеризуемые входящими в них ассоциациями. **К. Р. Витко** (Кишинев) описала в южных Кодрах комплексы фрагментов фитоценозов с преобладанием то *Quercus petraea*, то *Q. pubescens* в контактной зоне ареалов этих двух древесных пород.

Гетерогенные структурные единицы растительности болот были использованы при составлении карты растительности Западно-Сибирской равнины. В уже упоминавшемся выше докладе И. С. Ильиной, Е. И. Лапшиной, В. Д. Махно, Е. А. Романовой было показано, что на этой карте растительный покров гидроморфных местообитаний нашел отражение в виде различных типов территориальных сочетаний, представляющих собой экологические ряды заболачивания ранга мезокомбинаций. Основной картируемой единицей болотной растительности в масштабе 1 : 1 500 000 послужил тип болотного массива (в понимании Т. К. Юрковской) иногда с периферическим (поясным) рядом сообществ заболоченного леса (что образует более сложные сопряженные мезокомбинации).

Авторы этого доклада продемонстрировали также принципы и методы отражения на карте гетерогенных единиц пойменной растительности. Они показали, как сложный и разнообразный по структуре растительный покров обширных пойм Оби и Иртыша получил отображение на карте масштаба 1 : 1 500 000 в виде обобщенных динамических рядов пойменной растительности, объединяющих сходные по экологическим и динамическим свойствам растительные сообщества, формирующиеся в одинаковых условиях поемного режима. В легенде эти категории объединены в более крупные подразделения — серии пойменной растительности. Опыт использования гетерогенных территориальных единиц при составлении карты масштаба 1 : 100 000 растительности поймы Средней Лены показал **К. Е. Кононов** (Якутск). Им были выделены как микрокомбинации (сочетания растительных сообществ логов и грив, микропоясные ряды вдоль берегов стариц, микросерии зарастания нового аллювия) и мезокомбинации (сочетания микропоясных рядов в центральной пойме, набор прирусловых сообществ в активных частях сегментов и островов и т. д.), так и макрокомбинации (геоботанические районы поймы). На карте нашли отражение типы мезокомбинаций и их варианты. Такой же подход осуществила **Л. П. Парилутина** (Новосибирск) при картировании в масштабе 1 : 25 000 поймы р. Чулым. Названия типам мезокомбинаций даны ею по крайним ступеням ряда ведущего фактора среды. Такой же способ наименования применили **Б. М. Миркин, Л. М. Гареева** (Уфа), уточнившие и формализовавшие систему территориальных единиц растительности в поймах МНР: мезотипы (типы поперечного профиля долины) названы по наиболее индикаторным ассоциациям, представляющим крайние ступени ряда ассоциаций, макротипы (типы продольного профиля долины) названы по аналогичным классам ассоциаций.

Выделению гетерогенных структурных единиц при изучении степной растительности были посвящены сообщения **Н. П. Гуричевой, П. П. Дмитриева** (Ленинград, Москва), которые произвели покомпонентный анализ выделенных при изучении горизонтальной структуры растительности геоботанических единиц с зоологическими, выявив ряд зоофитогенных и фитозоогенных «узлов» в растительном покрове, к которым относятся, в частности, серийные группировки в местах поселения землероев, и **И. Н. Сафроновой** (Ленинград), которая при картировании растительности степной части Подуральского плато в масштабе 1 : 2 500 000 выделила в качестве территориальных гетерогенных единиц растительности серии, комплексы сообществ и сочетания сообществ и комплексов, подчеркнув широкое распространение сочетаний в обследованном районе, что связано с большой пестротой и частым чередованием почвообразующих пород.

Выделение фитоценохор разного ранга в горной растительности, их классификация и отражение на картах разного масштаба является наиболее сложной проблемой, в которой можно вычленить два основных вопроса: 1) изучение поясной структуры горной растительности и классификация типов поясности и 2) изучение внутрипоясной структуры и классификация внутрипоясных гетерогенных единиц.

Понятие «тип поясности» использовала **А. В. Куминова** (Новосибирск) в своем докладе «Структура растительного покрова и классификация растительности Алтае-Саянской геоботанической области», давшая развернутую геоботаническую характеристику области и показавшая применение разработанной ею классификации для составления крупно- и среднемасштабных геоботанических карт Хакасской и Горно-Алтайской областей. Выделено пять поясов: степной, лесостепной, подтаежный светлохвойных лесов, горнотаежный темнохвойных лесов, высокогорный лугово-тундровый. Установлены типы поясности, отличающиеся между собой как по общему фитоцено-

тическому составу, так и по абсолютной роли ведущих растительных сообществ. **Е. А. Волкова, Е. И. Рачковская** (Ленинград) в сообщении «Поясность растительного покрова в Гобийской части МНР» дали определение пояса как высотной ступени, включающей растительность северных и южных мезосклонов, а также межгорных долин; высотные пределы каждого пояса или подпояса авторы определяли по господствующему сообществу северных мезосклонов, относящемуся к определенному типу и подтипу растительности. Была детально изучена поясность растительности в горных массивах Гобийского Алтая, Гобийского Тянь-Шаня и юго-восточной части Монгольского Алтая, лежащих в пределах Центральноазиатской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области. Авторы провели классификацию поясности, выделив класс типов поясности, группы типов, типы и подтипы поясности. Аридный класс поясности (характеризуемый отсутствием в колонке поясности лесного пояса) в горах гобийской части МНР подразделяется на 2 группы типов поясности: центральноазиатскую пустынную и евразиатскую степную. На примере центральноазиатской группы типов авторы показали выделение типов поясности, каждый из которых включает определенный набор подпоясов. Выявлены географические варианты поясности (гобийско-алтайский, монгольско-алтайский, гобийско-тяньшанский). Проблеме классификации типов поясности было посвящено и сообщение **Г. М. Ладыгиной** (Ленинград), которая показала систему поясности Туркмено-Иранской горной провинции, основываясь на следующей иерархии единиц: тип поясности (связанный с геоботанической провинцией), подкласс типов поясности (проявляется в геоботанической подобласти), класс типов поясности (выявляется на ранге области).

З. В. Карамышева остановилась на вопросе о необходимости использования в качестве единиц картирования растительности в горах внутрипоясных гетерогенных структур. В своем сообщении, уже упоминавшемся выше, она указала, что создание карт горных территорий должно предусматривать использование в качестве единиц картирования сложных сочетаний, которые включают сообщества, развитые на аналогах плакоров, их эдафические варианты (в связи с разнообразием экспозиции склонов и на выходах пород различного петрографического состава), серии сообществ (на осыпях и т. д.), а также не свойственные данному поясу сообщества, существование которых обусловлено климатическими инверсиями. Автор раскрыла возможности использования территориальных единиц разного уровня сложности на примере картирования растительности низкогорий степной части Казахского мелкосопочника и западной части Хангайской горной страны (МНР). Она указала также на целесообразность использования при составлении мелкомасштабных карт (а иногда и среднемасштабных) в качестве единицы картирования «тип поясного расчленения». К одному типу поясного расчленения автор относит растительный покров горных массивов с единым набором поясов и подпоясов (с единой колонкой поясности) и единообразным формационным составом сообществ в одном и том же поясе. Последнее есть следствие положения горного массива в определенной зональной полосе и провинциальном секторе последней. Убедительный пример использования внутрипоясных структур растительного покрова и их классификации в целях картографирования показали **Г. Н. Огуреева, Т. В. Котова** (Москва) в докладе «Структура растительности лесостепного пояса Горного Алтая и вопросы его картографирования». Докладчики выделили горные лесостепные комбинации растительности с разнокачественной структурой, отнесенные ими к рангу мезокомбинаций, каждая из которых выступает как единое целое и представляет собой важный экологически и фитоценотически сложный элемент растительного покрова в пределах одного высотного уровня. Для склонов южной экспозиции на исследованной территории характерно развитие сложных систем степных сообществ, связанных между собой в эрозионно-генетические ряды, порожденные непрекращающимися процессами эрозии и денудации. На склонах северной экспозиции развиты различные по экологии лесные сообщества, относящиеся к разным формациям. Набор основных компонентов лесостепных фитоценохор осложняется наличием растительности логов, шлейфов, выходов коренных пород. На конкретном материале докладчики показали, как число компонентов мезокомбинаций, их качественный состав и соотношение занимаемых ими площадей изменяются в зависимости от расчлененности склонов и абсолютных высот. В качестве картируемых единиц при среднем масштабе карты использовались хорошо дешифрируемые по аэрофотоснимкам и космическим фотоизображениям типы фитоценохор, объединяющие мезокомбинации, сходные по своим структурным признакам и по участию сообществ определенной экологии и флористического состава. Каждый тип представлен несколькими вариантами, различающимися количественным соотношением компонентов.

Применение гетерогенных структурных единиц растительного покрова при изучении и картографировании горной растительности было показано также в ряде других докладов. **В. Н. Смагин, С. А. Ильинская, Д. И. Назимова, И. Ф. Новосельцева, Ю. С. Чередникова** (Красноярск) выделили в горах Южной Сибири высотно-поясные комплексы (ВПК) и их спектры, изображение которых возможно на картах масштаба 1 : 1 000 000 и 1 : 2 500 000. ВПК объединены в классы: степной, лесостепной, подтаежный светлохвойный, черневой лиственно-темнохвойный, таежный светлохвойный, таежный темнохвойный, субальпийский темнохвойный, подгольцовый темнохвойный, горнотундровый. Проведена типизация спектров ВПК, разнообразие которых связано с широтным простиранием и климатическими особенностями горных систем Южной Сибири. Для каждой из горных систем выявлены характерные спектры ВПК. О. В. Вахнина, Д. Н. Сабуров выявили в высокогорьях Байкальского хребта мезокомбинации растительности и провели сопоставление геоботанических карт с геоморфологическими, показав значительное совпадение генетических типов рельефа (в частности, связанных с тектоническими процессами) и мезокомбинаций растительности, что четко прослеживается и на космических снимках. **М. Д. Скарлыгина-Уфимцева** (Ленинград) установила для западной части Орского Зауралья тесную связь между литологическим составом горных пород и структурными особенностями растительного покрова, представленными различными петрофитными серийными рядами, микропоясными рядами вокруг ложбин стока, галолитогенными комплексами и другими подробно изученными автором. **П. Л. Горчаковский, Н. Н. Никонова, Т. В. Фамелис, М. И. Шарафутдинов** (Свердловск) использовали при крупномасштабном картировании растительности ряда высокогорных массивов Урала выделенные ими фитоценохоры трех уровней интеграции, хорошо дешифрируемые на аэрофотоснимках.

Проблеме выделения гетерогенных единиц в растительном покрове и их классификации было посвящено также сообщение **Б. В. Виноградова** (Москва) «Изображение мелкомасштабных антропогенных структур растительного покрова на космических снимках и их классификация». В результате использования наземных исследований на ключевых участках и космических изображений с пространственным разрешением 0.1 км и обзорностью 10^2—10^6 км² были произведены дешифрирование и классификация антропогенных структур растительного покрова на уровне макро- и мегахор в масштабах 1 : 1 000 000—1 : 2 500 000. Выявлено и закартировано в указанных масштабах 19 типов антропогенных структур, объединенных в 5 групп: 1) полуприродные (пастбищные и др.), 2) трансформированные (фитомелиорационные и др.), 3) техногенные (горно-технические, дорожные и др.), 4) парагенетические (воздушно- и водно-загрязненные и др.), 5) сопутствующие или вторично антропогенные (водно-эрозионные и др.). **Л. Я. Курочкина, Г. Б. Макульбекова, Р. П. Плисак, Б. С. Родионова** (Алма-Ата) использовали микро- и мезокомбинации растительности при картировании растительности бассейна р. Или. **Н. С. Симакова** (Куйбышев) выделила при классификации растительности овражно-балочных систем гетерогенные территориальные единицы на поперечном и продольном профилях овражно-балочных долин.

Кроме докладов, посвященных основной тематике совещания — классификации гетерогенных хорологических единиц растительного покрова, был представлен ряд сообщений, относящихся к классификации фитоценозов (территориальных единиц относительно гомогенного или гомогенно-мозаичного сложения).

Планетарную картину ординации типов растительности показали в своем докладе **Б. С. Петропавловский, Б. И. Семкин, Л. А. Усольцева** (Владивосток). Авторы провели сопоставление типов растительности мира с 15 факторами среды. В результате количественного анализа и применения ЭВМ составлена схема экологической планетарной зональности растительности, которая ординирует 20 типов растительности по осадкам и испаряемости.

Общие принципиальные вопросы методов классификации фитоценозов были затронуты в докладе **Г. Г. Герасименко** (Ленинград) «О соотношении диагностических признаков и алгоритмов при сравнении методов выделения низших таксономических единиц растительности», которая показала, как в результате сравнения разных методов классификации на одном и том же массиве описаний был установлен ряд общих положений, относящихся к наиболее существенным моментам процедуры обработки исходной совокупности геоботанических описаний с целью их классификации. В частности, было показано с помощью факторного анализа, что расхождение в выборе диагностических признаков при применении разных методов существеннее, чем в выборе алгоритмов, т. е. системы операций, которые производятся при обработке массива описаний (таким образом, выбор диагностических признаков важнее, чем выбор алгоритма). Докладчик дала определение «информативных видов» как видов, имеющих максимальную нагрузку на основные факторы.

Ряд докладов был посвящен изложению принципов классификации фитоценозов, использованных при средне- и мелкомасштабном картировании и районировании растительности крупных регионов.

В сообщении **Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Т. Д. Андреенко** (Киев) «Взаимосвязь классификации растительности, геоботанического районирования и картографирования» авторы изложили принципы классификации, на основе которой составлено детальное геоботаническое районирование и среднемасштабная карта растительности Украинской ССР. Система классификации, использованная в легенде карты, представлена следующими таксономическими категориями: тип растительности, класс формаций, группа формаций, формация и субформация. Дальнейшее деление типологических категорий произведено по региональному принципу на основе флористических различий, например подольские буковые леса с участием иллирийских видов, и т. д. Легенда имеет 77 выделов. **Ю. Н. Нешатаев** (Ленинград) в сообщении «Классификация среднерусских лесостепных дубрав на эколого-фитоценотических и эколого-флористических принципах с применением анализа межвидовых сопряженностей и крупномасштабного картирования» изложил результаты исследований, основанных на фактическом материале, собранном в лесных массивах Белгородской, Курской и Воронежской областей. Путем анализа межвидовых сопряженностей были объективно выделены группы взаимно сопряженных видов, по которым выделялись в дальнейшем группы сообществ, близкие по объему к ассоциациям в смысле Браун-Бланке. Эти группы сообществ, хорошо связанные с основными типами экотопов, названы автором «конгестами». Было выделено 5 типов конгест с участием флорогенетически и экологически близких видов, принадлежащих к тем или иным историческим свитам (по Зозулину): 1) среднерусские неморальные дубравы, 2) лесостепные южнонеморальные,

3) сарматские березняково-неморальные (с участием видов неморальной и березняковой исторических свит), 4) сорно-рудеральные нитрофильные, 5) пристепные березняковые (с участием видов березняковой исторической свиты). **С. П. Каразия** (Каунас) в докладе «Типологическая структура лесов Литвы и методы ее выявления» изложил разработанную им методику сбора материала, позволяющую элиминировать влияние возрастного и пространственного континуума. С помощью корреляционного анализа и применения метода дендрита докладчиком были выделены типы леса, являющиеся довольно крупными единицами; в их пределах выявлены эдафические подтипы и фитоценотические варианты (возрастные стадии, ступени дигрессии, фитоценотически замещающие ассоциации). В разных геоботанических районах отдельные типы леса имеют свои географические варианты (викарианты). **Ю. Ю. Страздайте** (Вильнюс) в сообщении «Хорологическая оценка неморальных ельников отдельных флористико-фитоценологических районов Литвы» предложила классификацию неморальных ельников Литвы на основе учета степени участия 12 хорологических групп видов, выделяемых М. Натkевичайте-Ивануcкене и Ю. Страздайте. Значимость хорологических групп установлена по формуле $D=GS$, где G — величина участия группы, S — постоянство группы. Полученные данные послужили основанием для объективного разделения растительного покрова Литвы на 8 флористико-фитоценологических районов. **В. П. Седельников** (Новосибирск) в докладе «Классификация растительности высокогорий Кузнецкого Алатау» показал применение метода доминантных и экологических групп и расстояния D в многомерном пространстве (по В. И. Василевичу) для выделения таксономических единиц разных рангов (от ассоциаций до групп формаций). **В. М. Кротова** (Иркутск) в сообщении «К классификации растительности Тувинской АССР» указала, что при создании мелкомасштабной геоботанической карты Тувинской АССР был применен регионально-типологический принцип В. Б. Сочавы. Сообщества тундрового типа растительности относятся на территории Тувы к Пантихоокеанской фратрии формаций, альпийского — к Алтае-Тяньшанской фратрии, бореального — к Урало-Сибирской фратрии, степного — к Монголо-Китайской фратрии. Выделены также определенные региональные комплексы. Основными картографируемыми единицами являются группы ассоциаций. Динамические явления отражены при выделении в легенде инвариантных структур. **Н. Н. Лавренко** (Иркутск) применила структурно-динамическую классификацию растительности для построения карт масштаба 1 : 2 500 000 для целей охраны биоты в примагистральных районах БАМа от Тайшета до Советской Гавани. **А. В. Гаращенко** (Иркутск) сообщила о классификации и картировании растительности одного из районов Яно-Оймяконского нагорья с позиций факторально-динамического принципа. **Р. П. Щелкунова** (Норильск) продемонстрировала среднемасштабную карту растительности и кормовых запасов Таймырского округа. В. Д. Александрова в уже упоминавшемся ранее докладе предложила строить классификацию фитоценозов, использованную ею при проведении районирования растительного покрова циркумполярной тундровой области, по комплексу диагностических признаков, из которых основное место на высших рангах классификационной иерархии (типы, подтипы растительности, их варианты) занимает характерное сочетание экобиоморф, относящихся к определенным геоэлементам флоры; из их числа в каждом случае выделяется «характерная синузия», имеющая важное диагностическое значение. На более низких рангах (ассоциации, их группы и классы) каждая из таксономических единиц основывается на характерном ядре сопряженных видов, среди которых выделяются «руководящие виды» (близкие к guiding species Бёхера), имеющие индикаторное значение (экологическое на ранге ассоциации и ареало-географическое на рангах групп и классов ассоциаций). Формация употребляется как внеранговая единица.

Принципы, примененные при классификации лесных фитоценозов Белоруссии, изложил В. С. Гельтман в сообщении «Взаимосвязи таксономических единиц классификации лесов и значение в их идентификации структурных элементов лесных фитоценозов». Он дал анализ применения фитоценотипов и синузий для выделения таксономических лесотипологических единиц и их континуальных связей. Автор использовал классификацию фитоценотипов Ю. Р. Шеляг-Сосонко и подчеркнул необходимость типизации синузий по их фитоценотическому значению. Выделены конституционные, контактные, дигрессивные, демутационные и индифферентные синузии. Применение этих принципов для классификации лесов поймы р. Припяти было изложено в сообщении **В. С. Гельтмана** и **И. А. Солоновича** «Структура пойменных дубрав Припятского Полесья».

Упомянем также, что **Д. К. Апаля** (Вильнюс) сделала доклад о принципах и перспективах классификации фитоценозов на основе биоэкогрупп, **Б. Б. Бердыев** (Ашхабад) — о классификации растительности равнин юго-западной Туркмении, Л. П. Парщутина — об использовании флористических критериев при классификации растительности поймы р. Чулым, **И. В. Таран** (Новосибирск) — о категориях рекреационных лесов и их картировании. Сообщения в виде тезисов представили также **В. И. Волкова** (Иркутск) о систематизации производной растительности и способах ее отображения на крупномасштабных картах степной растительности Хакассии, **В. В. Маврищев** (Минск) об анализе структуры растительных сообществ на основе изучения их синузиального состава, **Е. Я. Мульдиярова** (Томск) о типах болот в Причулымье, **В. Н. Ухачева** (Ленинград) о криофитоне как типе высокогорной растительности Тянь-Шаня и Памиро-Алая, **И. Д. Юркевич, А. З. Тютюнова** (Минск) о классификации грабовых лесов Белоруссии и строении лесных фитоценозов.

В своих выступлениях в процессе оживленной дискуссии участники совещания подчеркнули большую актуальность обсуждавшейся проблемы и ее значение для практики. Была отмечена необходимость разработки общих и региональных классификаций структурных единиц растительного покрова, их применения в геоботаническом картографировании, усовершенствования способов их показа на карте и в легенде. Была признана целесообразность более активного внедрения математических методов. Отмечена важность более широкого использования спектрозональных космических снимков. Подчеркнута необходимость усиления контактов геоботаников и почвоведов с целью изучения взаимосвязей компонентов структур почвенного и растительного покровов. Было принято решение посвятить следующее Всесоюзное совещание по классификации растительности проблеме границ в ботанико-географическом и фитоценологическом аспектах и классификации структурных единиц растительного покрова на геоботанических рубежах разного ранга.

РЕЗОЛЮЦИЯ V ВСЕСОЮЗНОГО СОВЕЩАНИЯ ПО КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Пятое Всесоюзное совещание по классификации растительности созвано Научным Советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» Центральным Сибирским ботаническим садом Сибирского отделения Академии наук СССР и Всесоюзным ботаническим обществом. В работе совещания приняло участие более 100 человек из 24 научных учреждений 21 города: Алма-Аты, Ашхабада, Вильнюса, Владивостока, Иркутска, Казани, Каунаса, Киева, Кишинева, Красноярска, Куйбышева, Ленинграда, Минска, Москвы, Новосибирска, Норильска, Свердловска, Томска, Турова, Уфы, Якутска. На совещании было доложено и представлено в виде тезисов 56 докладов, посвященных принципам выделения территориальных (хорологических) единиц растительного покрова разного ранга, их структуры, типологии и возможности использования в качестве единиц картирования на различных по содержанию и масштабу геоботанических картах, а также для целей районирования.

Участники совещания считают необходимым подчеркнуть, что изучение структуры растительного покрова, выявление структурных элементов разных уровней и разной степени сложности и их классификация являются важной проблемой геоботаники как в теоретическом плане, так и в отношении конкретных задач, связанных с картографированием растительности и ее районированием, имеющих широкий выход в практику народного хозяйства.

В развитие теоретических концепций этой проблемы большой вклад сделан В. Б. Сочавой, рассматривающим закономерности структуры растительного покрова от планетарного уровня до уровня элементарной единицы — элементарной фитоценохоры — в тесной связи с созданием единой системы классификации растительного покрова и системы региональных единиц.

В последние годы появился ряд публикаций, где обсуждаются на примере конкретного материала из разных природных регионов вопросы об элементарных типах структуры растительного покрова (принципах и критериях их выделения) и о структурах разного масштаба (т. е. разных уровней сложности устройства), а также о принципах их классификации и выделения категорий разного таксономического ранга. Важную роль в этом отношении сыграла обобщающая сводка Т. И. Исаченко.

В 60—70-е годы особенно четко проявилась связь изучения структуры растительного покрова с картографированием растительности, со стремлением повысить информативность геоботанических карт путем использования в качестве единиц картирования не только типов гомогенных единиц растительности, но и типологических выделов гетерогенных единиц. Традиционные для советской картографии регионально-типологический и зонально-типологический принципы дополняются показом на картах структурно-динамических явлений. Это мы видим на ряде опубликованных (и сданных в печать) карт: «Карта растительности Северного Казахстана», «Карта растительности степной части Казахского мелкосопочника», «Карта растительности Западно-Сибирской равнины», «Карта растительности юга Восточной Сибири», «Карта растительности европейской части СССР» и др.

Все эти исследования приобретают особую актуальность в связи с задачей перехода к активному сознательному управлению растительными ресурсами с учетом потребностей настоящего и будущего. Большой интерес они представляют и в плане решения широкого круга вопросов охраны растительности как важнейшего компонента окружающей человека среды.

Совещание постановляет.

1. Считать необходимым обратить внимание исследователей на следующие основные задачи в дальнейшем изучении структурных единиц растительности разного ранга, их классификации и отражения на картах растительности разного масштаба и назначения:

а) изучение разных типов структур в разных природных регионах и зонах и выявление причин, их вызывающих, для чего необходимо развивать стационарные исследования с использованием комплексного эколого-ландшафтного метода, обращая внимание на динамические явления разного порядка изучаемых объектов;

б) изучение особенностей структуры растительного покрова в полосе контактов (экотонов) структурных подразделений разного ранга вплоть до различных по масштабу регионов и растительных зон;

в) изучение структуры растительности горных стран не только на уровне высотной поясности, но и внутрипоясных структур, так же как и картографирование растительности гор — одна из наиболее трудных частей этой проблемы;

г) изучение средообразующей роли растительности как важнейшего компонента геосистем разной размерности;

д) изучение вопроса о формулировках содержания выделов легенд карт при сложном по структуре растительном покрове, способов лаконичного и содержательного отражения в названиях легенды неоднородности растительного покрова.

2. Расширить использование картографического метода при изучении структуры растительного покрова в разных масштабах.

3. Уделять больше внимания применению математических методов при изучении структуры растительного покрова и более широко использовать в этой связи ЭВМ.

4. Считать перспективным метод дистанционной индикации и автоматического дешифрирования признаков растительного покрова по данным спектрозональных съемок с космоса с последующим использованием ЭВМ.

5. Просить дирекцию Центрального Сибирского ботанического сада СО АН СССР и Бюро Новосибирского отделения Всесоюзного ботанического общества издать основные материалы настоящего совещания, для чего подготовить сборник докладов объемом до 10 печатных листов.

6. Провести следующее совещание в 1980—1981 гг., посвятив его проблеме изучения фитоценологических рубежей разного ранга (место проведения совещания будет уточнено).

7. Выразить благодарность Центральному Сибирскому ботаническому саду за хорошую организацию совещания.

В. Д. Александрова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 II 1978.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 (208) (478. 9)

МОЛДАВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

T. S. GEIDEMAN, K. R. VITKO. THE MOLDAVIAN BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

Молдавское отделение — одно из первых отделений Всесоюзного ботанического общества, созданных после Великой отечественной войны. Оно образовано в 1951 г. при Молдавском филиале АН СССР по инициативе члена-корреспондента АН СССР П. А. Баранова. За год до этого в структуре Молдавского филиала был создан Ботанический сад, который с тех пор является базовой организацией Отделения. Среди членов-учредителей МО ВБО были известные ботаники — В. Н. Андреев, П. И. Дворников, Н. Ф. Деревицкий, К. И. Пангало, Д. А. Шутов. Первым председателем стал В. Н. Андреев, заместителем — Т. С. Гейдеман, ученым секретарем — Л. П. Пожарисская. В последующие годы пост председателя занимали В. А. Рыбин, Т. С. Гейдеман, учеными секретарями были Л. П. Николаева и К. Р. Витко.

В настоящее время в составе Молдавского отделения ВБО 156 членов, в том числе 2 академика АН МССР, 5 членов-корреспондентов АН МССР, 8 докторов наук, 99 кандидатов наук. МО ВБО объединяет специалистов ботанического профиля 21 учреждения республики, в основном Кишинева и Тирасполя. Наиболее многочисленны первичные группы Ботанического сада АН МССР, Кишиневского государственного университета им. В. И. Ленина, Кишиневского сельскохозяйственного института им. М. В. Фрунзе.

Молдавское отделение ВБО является организацией при Президиуме Академии наук МССР. Работу возглавляет Совет отделения. На очередном отчетно-выборном собрании в апреле 1978 г. был избран новый состав Совета из 11 человек: председатель Т. С. Гейдеман, заместители председателя А. А. Чеботарь и Б. Т. Матиенко, ученый секретарь К. Р. Витко, казначей Г. П. Симонов, члены — А. Г. Негру, Л. П. Николаева, М. А. Пелях, Н. В. Смирнова-Гараева, В. М. Шаларь, А. Г. Штефырца.

Совет МО ВБО осуществляет работу по объединению сил ботаников республики для активного развития всех основных разделов ботанической науки, для усиления связи с производством, содействия охране и обогащению растительных ресурсов, помощи школам, популяризации ботанических знаний. Совет МО ВБО работает в тесном контакте с дирекцией Ботанического сада АН МССР и в содружестве с Министерством лесного хозяйства МССР, Госкомитетом СМ МССР по охране природы, Учебно-методическим советом МССР, Добровольным обществом охраны природы и озеленения г. Кишинева, Республиканским обществом охраны природы, Секцией электронной микроскопии при Молдавском правлении НТО и другими учреждениями и обществами. Совет МО ВБО постоянно получает помощь от Президиума ВБО.

Одной из основных форм работы Отделения являются общие собрания, на которых члены Отделения и гости рассказывают о результатах своих научных исследований, выступают с отчетами и впечатлениями об участии в международных и всесоюзных научных встречах, экспедициях и ботанических экскурсиях.

С интересными докладами выступали П. А. Баранов, А. Л. Тахтаджян, М. М. Голлербах (БИН, Ленинград), В. И. Парфенов (Институт экспериментальной ботаники АН БССР, Минск), А. М. Семенова-Тян-Шанская (БИН, Ленинград), В. И. Чопик и Ю. Р. Шеляг-Сосонко (БИН АН УССР, Киев), А. А. Яценко-Хмелевский (Лесотехническая академия, Ленинград), из зарубежных ученых — доктор-доцент, заведующий лабораторией изотопов Института садоводства ПНР Р. Антошевский.

В своей работе Совет МО ВБО всегда отмечает знаменательные события в жизни нашей страны, республики, откликается на возникающие проблемы. Торжественные заседания, на которых были заслушаны обобщающие итоговые доклады по основным разделам ботанической науки, посвящались юбилейным датам образования СССР и МССР; на специальных заседаниях обсуждались проблемы охраны природы Молдавии, в том числе вопрос об охране пойменных водоохранных лесов низовьев Днестра. Традицией является организация юбилейных торжеств в честь активных старейших членов Отделения. Памятно заседание, посвященное 80-летию со дня рождения Н. И. Вавилова, на котором с интересными воспоминаниями выступили многие ученые — М. К. Гольдгаузев, К. И. Пангало, З. С. Веденеева, В. А. Рыбин, лично знавшие

Н. И. Вавилова. Неоднократно проводились экскурсии и выездные заседания для ознакомления с работой отдельных институтов и лабораторий (Молдавский институт орошаемого земледелия, г. Тирасполь), на участки амелографической коллекции Молдавского института садоводства, виноградарства и виноделия, в кабинет электронной микроскопии Всесоюзного института биологических методов защиты растений. Состоялась также четырехдневная экскурсия в заповедник «Аскания-Нова».

МО ВБО участвовало в организации V Всесоюзного совещания по охране природы (Кишинев, 1963), I Симпозиума по электронной микроскопии (Кишинев, 1965), Совещания по интродукции растений в юго-западной зоне СССР (Кишинев, 1970), V Всесоюзного совещания по эмбриологии растений (Кишинев, 1971), Симпозиума по водному режиму растений в крайних условиях произрастания (Кишинев, 1972), выездного заседания Совета ВБО (Кишинев, 1976).

Большая работа проводится членами МО ВБО по охране растительности Молдавии. С 1976 г. эта работа осуществляется силами созданной при МО ВБО секции «Охрана растительного мира» (председатель Л. П. Николаева). Многое сделано по инвентаризации редких видов флоры МССР и подготовлен материал для «Красной книги МССР». Члены МО ВБО активно участвовали в организации первого в республике заповедника «Кодры» и в проектировании первого национального (природного) парка, в разработке сценариев и съемке фильмов «Редкие и исчезающие» и «Сокровища зеленых ущелий».

В последнее время усилились контакты с учеными Украины и Белоруссии — подготовлено совместное издание об охране растительности региона («Важнейшие охраняемые ботанические объекты Украины, Белоруссии и Молдавии»), осуществляется обмен научной литературой, происходят личные встречи.

При популяризации ботанических знаний используются различные формы. Значительна роль членов МО ВБО в подготовке восьмитомного издания «Молдавская Советская энциклопедия», выпуск которого в настоящее время завершается, опубликован ряд научно-популярных книг и брошюр, особенно большой известностью пользуется выпущенная уже вторым изданием книга члена МО ВБО М. А. Пеляха «Рассказы о винограде». На эту же тему М. А. Пеляхом прочитан цикл лекций по молдавскому телевидению. Б. Т. Матиенко и Г. П. Симонов постоянно участвуют в жюри организуемых уже на протяжении многих лет молдавским телевидением олимпиад по ботанике для школьников. Члены МО ВБО выезжают также с лекциями в районы республики, популяризуют ботанические знания через местную печать, радио.

Одной из важнейших ближайших задач, стоящих перед Молдавским отделением, являлась подготовка и проведение на высоком уровне VI делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества, который состоялся в сентябре 1978 г. в г. Кишиневе.

Т. С. Гейдеман, К. Р. Витко.

Молдавское ботаническое общество,
Кишинев.

Получено 11 IV 1978.

К ст. А. Н. Михно, Ф. Л. Калинина,
Л. А. Лесневич, стр. 1634

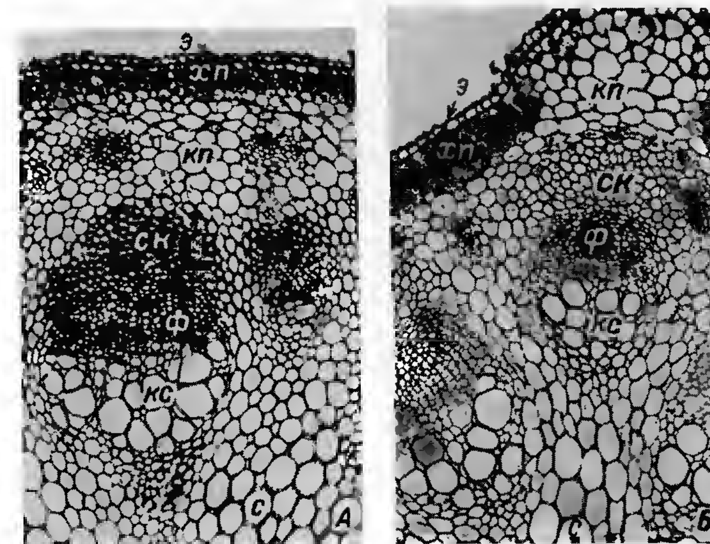


Рис. 1. Часть поперечного разреза стебля *Acroptilon picris*; контрольные растения (*А*) и растения через 10 дней после воздействия хлорампиноколиновой кислотой (*Б*).

э — эпидерма, *хп* — хлорофиллоносная паренхима, *кп* — коровая паренхима, *ск* — склеренхима, *ф* — флоэма, *кс* — ксилема, *с* — сердцевина.

1 Зак. 643

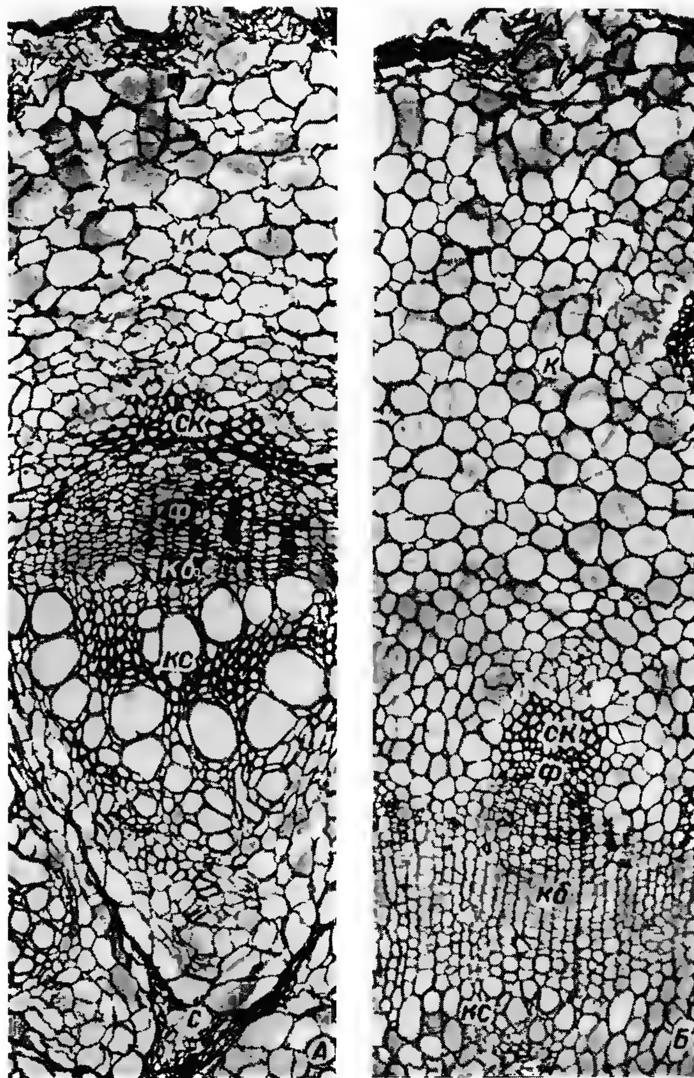


Рис. 2. Часть поперечного среза подземного стебля *A. picris*; контрольные растения (*А*) и растения через 3 месяца после обработки пиклорамом (*Б*).

к — кора, *кб* — камбий. Остальные обозначения как на рис. 1.

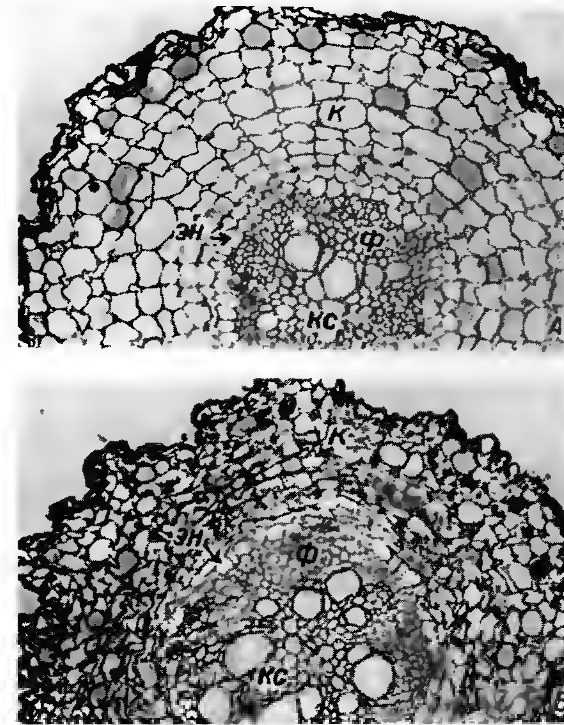


Рис. 3. Поперечные разрезы всасывающих корешков *A. picris*, контроль (*А*) и через 12 месяцев после применения 4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновой кислоты (*Б*).

эн — эндодерма. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ
к ст. И. М. БАЛОНОВА

Рис. 3.

1 — *Spiniferomonas bourrellii* Takahashi, фрагмент панциря; *2—5* — *Spiniferomonas abei* Takahashi (*2* — чешуйки с шипом, *3* — шип, *4* — основание жгутика, *5* — фрагмент панциря с бичевидным отростком шипа). Увел.: *1*, *5* — 10 000; *2—4* — 12 500.

Рис. 4.

1—6 — *Spiniferomonas bilacunosa* Takahashi (*1* — большая и малая эллиптические чешуйки с одним центральным углублением; *2* — трехгранный шипик; *3—5* — вариации чешуек; *6* — фрагмент панциря); *7—11* — *Spiniferomonas cornutus* Balonov sp. nov. (*7* — швпик; *8—9* — папилярные отростки чешуек; *10* — чешуйки, *11* — фрагмент панциря). Увел.: *1* — 29 000; *2*, *7* — 12 500; *3*, *4* — 40 500; *5* — 25 000; *6* — 21 000; *8—9* — 24 800; *10* — 21 400; *11* — 10 000.

Рис. 5.

1—4 — *Spiniferomonas trioralis* Takahashi f. *trioralis* (*1* — панцирь, *2—3* — чешуйки, *4* — фрагмент панциря); *5—8* — *Spiniferomonas trioralis* Takahashi f. *cuspidata* Balonov f. nov. (*5* — шипик, *6* — чешуйки, *7* — панцирь, *8* — шипик с чешуйкой). Увел.: *1*, *7* — 10 000; *2*, *8* — 12 500; *3—5* — 15 500; *6* — 24 800.

Рис. 6.

1 — *Spiniferomonas trioralis* Takahashi f. *cuspidata* Balonov f. nov., вариация размера шипов одной клетки, *2* — *Spiniferomonas conica* Takahashi, фрагмент панциря; *3—4* — *Spiniferomonas alata* Takahashi, фрагменты панциря. Увел.: *1* — 7250; *2—3* — 5500; *4* — 10 000.





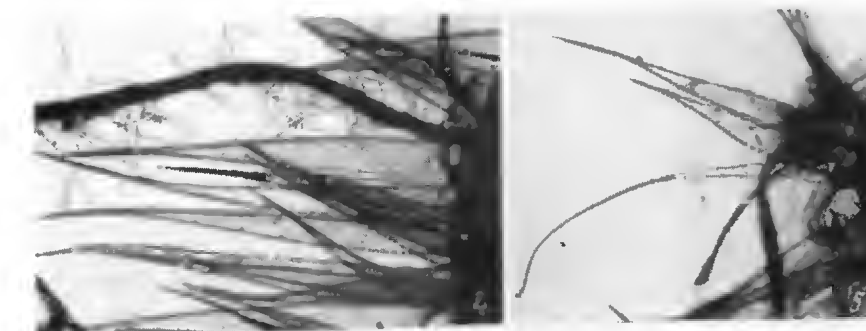


Рис. 3.

Заказ 643

Рис. 4.

Рис. 5.

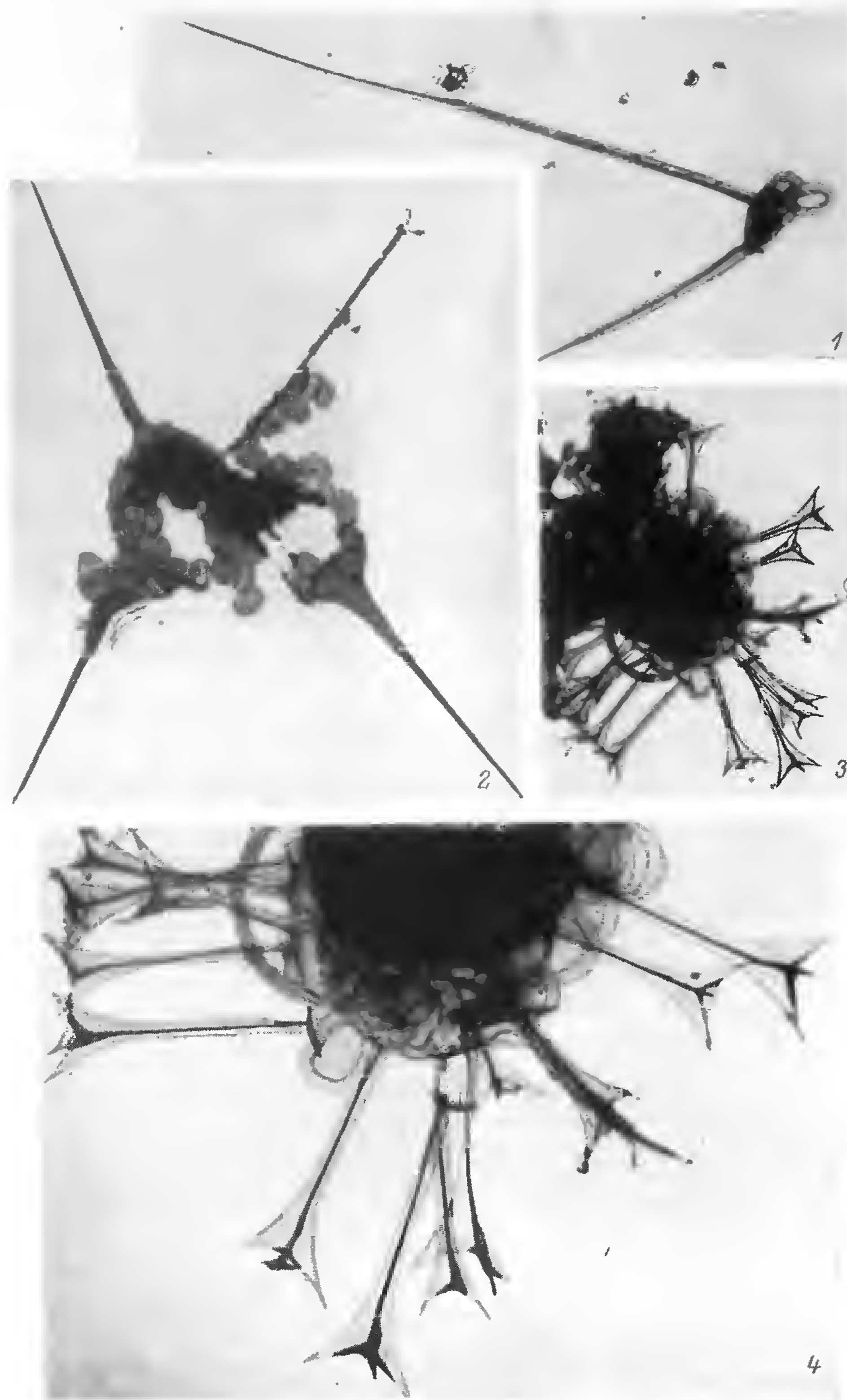


Рис. 6.

November, 1978

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

1 р. 50 к.

17
ПЫЖЕВСКИЙ ПЕР. 7
Б-КЕ ПОЧВЕННОГО ИН-ТА
10 1-12 70056

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Ботанический журнал, 1978, т.63, 11, 1553—1704